

HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

Archiv
für
Mikroskopische Anatomie
und
Entwicklungsgeschichte

herausgegeben
von

O. Hertwig in Berlin
v. la Valette St. George in Bonn
und
W. Waldeyer in Berlin

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie

Siebenundsechszigster Band

Mit 39 Tafeln und 77 Textfiguren



Bonn
Verlag von Friedrich Cohen
1906.

Inhalt.





Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

und

Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn,

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Siebenundsechszigster Band.

Erstes Heft.

Mit 10 Tafeln.



Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1905.



Ausgegeben am 18. September 1905.

Inhalt.

Die Entwicklung der Zahnbeingrundsubstanz der Säugetiere.

Von

Dr. **K. v. Korff,**
Prosector am anatom. Institut in Kiel.

Hierzu Tafel I.

Fast alle Autoren, welche sich mit der Entwicklung der Zähne beschäftigten, haben zu der Frage von der Genese der Grundsubstanz des Zahnbeins Stellung genommen und den Odontoblasten die wichtigste, ja alleinige Rolle bei der Bildung des Dentins zugeschrieben. Der Name „Odontoblast" wurde von Waldeyer für die peripheren, dem Zahnbein anliegenden, cylindrischen Zellen der Pulpa eingeführt. Die meisten Forscher erkannten nicht oder leugneten die Anwesenheit einer Substanz zwischen den Elfenbeinzellen, indem sie die Anschauung hatten, dass die einander zugekehrten Flächen benachbarter Elfenbeinzellen in unmittelbarem gegenseitigen Kontakt wären; die Autoren kamen daher zu dem Schluss, dass die Zahnbeingrundsubstanz nicht von der Pulpa gebildet werden könne, sondern auf die „sekretorische oder verkalkende" Tätigkeit der Elfenbeinzellen zurückgeführt werden müsse.

Meine Untersuchungen zeigen jedoch, dass die Zahnbeingrundsubstanz nicht von den Elfenbeinzellen, sondern von den Fibrillen der Zahnpulpa gebildet wird. Wie dies geschieht, werde ich näher auseinandersetzen.

Zur Untersuchung verwandte ich Zähne von Embryonen von Kühen und Schweinen. Dieselben wurden meistens aus den Kiefern herauspräpariert, in Sublimat, Sublimatalkoholeisessig

oder Flemming'schem Gemische fixiert. Die beiden letzten Flüssigkeiten haben vor der ersten den Vorteil, dass sie, zumal bei mehrfacher Erneuerung, die geringe Kalkablagerung in noch nicht zu weit entwickelten Zähnen lösen. Als beste Methode zur Darstellung der kollagenen Zahnbeingrundsubstanz gegenüber den Elfenbeinzellen erwies sich die Doppelfärbung mit einer Lösung von Rubin S und Orange G in Alkohol und Glycerin an Präparaten, welche in Flemming'schem Gemische fixiert und 3—4 Wochen darin aufbewahrt waren. Sie färbt die fibrilläre Grundsubstanz des Zahnbeins und die Bindegewebsfibrillen der Pulpa intensiv rot, die Elfenbeinzellen orange. Es gelingt ferner, den Gegensatz zwischen kollagener Zahnbeingrundsubstanz und Elfenbeinzellen deutlich zu färben, wenn man zunächst mit der M. Heidenhain'schen Eisenalaunhaematoxylinmethode vor- und mit der Rubin S. Orange G.-Lösung etwa $^1/_2$ Minute nachfärbt. Bei der letzten Färbemethode erscheinen Kern und Protoplasma der Elfenbeinzellen schwarz, die kollagenen Fasern und Fibrillen der Dentingrundsubstanz und der Zahnpulpa rot. Diese Methode lässt ganz besonders deutlich den grossen Reichtum der wachsenden Pulpa an Bindegewebsfibrillen erkennen. Sie zeigt in deutlicher Weise den Zusammenhang der Zahnbeingrundsubstanz mit Elementen der Pulpa, allerdings nur dann, wenn der Schnitt hinreichend genau in der Längsrichtung der peripheren Bindegewebsfasern der Zahnpulpa geführt ist.

Das Gewebe der Pulpa setzt sich aus embryonalen, meist sternförmig verästelten Bindegewebszellen und aus einer in Form von Fibrillen auftretenden Substanz zusammen, welche für den Aufbau des Dentins, wie wir später sehen werden, den wesentlichsten, allein in Frage kommenden Bestandteil bilden. Die sternförmigen Bindegewebszellen sind zahlreicher und kleiner in dem jüngsten, also basalen Abschnitte, spärlicher aber grösser im älteren, nach der Spitze zu gelegenen Abschnitte der Zahnpapille. Ihr Zellleib ist dort oft bis auf ein Minimum in sehr feine, zahlreiche fibrillenartige Ansläufer ausgesponnen. Ob diese miteinander anastomosieren oder in Bindegewebsfibrillen übergehen, kann man nicht bestimmt erkennen. Walkhoff bezeichnet die peripheren sich zu Elfenbeinzellen entwickelnden Pulpazellen als Rundzellen, die mit zahlreichen zarten Ausläufern versehen sind, aber keinen Zellleib besitzen sollen! v. Ebner unterscheidet von den ge-

wöhnlichen anastomosierenden Bindegewebszellen „rundliche und unregelmässige Zellen, welche mit den Gewebszellen nirgends zusammenhängen und vermutlich als frei bewegliche, wandernde Elemente (Leukocyten) aufzufassen sind.“

In dem basalen Pulpaabschnitte liegen die Bindegewebszellen ungleichmässig verteilt; in den mittleren Teilen sind sie spärlicher, als in den peripheren, wo sie, besonders dicht an der Oberfläche der Pulpa, zusammengedrängt erscheinen. Hier bilden sie, von der Schmelzmembran durch einen später zu erörternden fibrillären Pulpastreifen getrennt, eine periphere Anhäufung der Pulpazellen, welche allmählich gegen die Spitze der Pulpa zu in die Schicht der sich differenzierenden, immer mehr cylinderförmig in Elfenbeinzellen auswachsenden Pulpazellen übergehen. Die Kerne der basalen Pulpazellen zeigen die verschiedensten Formen und befinden sich nicht selten in mitotischer Teilung. Ihre periphere Anhäufung ist nicht so sehr, wie mir scheint, auf eine mitotische Zellvermehrung in loco, als auf eine Verschiebung nach der Peripherie zurückzuführen. Hierfür sprechen die wechselnden Formen der Kerne, das gleichmässige Vorkommen von Mitosen in den zentralen wie peripheren Abschnitten.

Mit den inneren Enden der Schmelzzellen treten die peripheren Pulpazellen und zwar mit ihren zarten Ausläufern in engste Verbindung. Der Raum nämlich zwischen peripheren Pulpazellen und Schmelzzellen, der genannte fibrilläre Pulpastreifen, der nach den sich entwickelnden Elfenbeinzellen zu immer breiter wird, ist von sehr zahlreichen, fibrillenartigen Fäserchen durchsetzt, die wahrscheinlich von den embryonalen Bindegewebszellen der Pulpa kommen und bis zu den Schmelzzellen ziehen. An Sublimatpräparaten, die mit Rubin S. gefärbt sind, erkennt man, dass diese Fäserchen die Basalmembran (Kölliker) der Hauptsache nach zusammensetzen (Fig. 1c, Fig. 2 B. M).

Die Bindegewebszellen in demjenigen Pulpaabschnitte, der von den sich zu Elfenbeinzellen differenzierenden und bereits differenzierten Pulpazellen begrenzt wird, sind bedeutend grösser geworden, als die der Basis der Pulpa. Der Kern ist meist rund, aus dem stärker entwickelten Protoplasma gehen lange Ausläufer hervor, die sich in sehr feine Fasern verfolgen lassen. Es ist wahrscheinlich, dass dieselben mit den Fibrillen der Pulpa kontinuierlich sind; doch bekommt man dieselben nie auf so

lange Strecken im Zusammenhang zu sehen, dass ihr Übergang in kollagene Fibrillen verfolgbar ist.

Wie verhalten sich die Bindegewebsfibrillen in dem eigenartigen Gewebe der Zahnpulpa? Sie laufen in den inneren Abschnitten der Pulpa meist wellig in allen möglichen Richtungen, nie zu Bündeln vereint, sondern stets einzeln, wie v. Ebner zuerst angibt. In diesem Gewirre von äusserst feinen, zahlreichen Fibrillen ist es nicht möglich, den Anfang noch das Ende einer Fibrille festzulegen. Diese vielleicht nur scheinbare Unordnung ihres bisherigen intrapulpären Laufes hört in einer schmalen Randzone einwärts von den sich entwickelnden und fertigen Elfenbeinzellen auf. Hier greift eine systematische, aber nur an gut orientierten Schnitten nachweisbare Anordnung Platz, eine Anordnung derart, dass die Fibrillen im gestreckten Verlauf auf die ihnen zunächst gelegenen Zwischenräume zwischen den sich differenzierenden oder schon differenzierten Elfenbeinzellen hinziehen, wobei sie sich peripheriewärts mit ihrer Längsaxe immer mehr senkrecht zur Oberfläche der Pulpa richten (Fig. 1). Sie legen sich mehr oder weniger dicht zu mehreren aneinander und bilden so dickere Stränge von Fibrillen. In dieser Form ziehen die Stränge dann einzeln oder zu mehreren aneinandergelegt in die Zwischenräume zwischen den Elfenbeinzellen hinein und liegen hier als ein System von teils mächtig entwickelten interzellulären kollagenen Strängen oder Fasern, als eine zwischen die Elfenbeinzellen eingeschaltete, von allen bisherigen Autoren übersehene und oft ausdrücklich als nicht vorhanden bezeichnete Interzellularsubstanz (Fig. 1, 3, 4, 5, 6). Besonders dick zeigen sie sich zwischen den eben differenzierten Elfenbeinzellen, zu der Zeit, wo in der Zahnbeingrundsubstanz die ersten Spuren von Kalkablagerung sich zeigen (Fig. 4). Ihr Lauf durch die Lücken zwischen den Elfenbeinzellen ist bald mehr, bald weniger stark geschlängelt, scheinbar korkzieherartig gewunden. Während des geschlängelten Verlaufes der interzellulären kollagenen Stränge ist ihre fibrillare Struktur sehr schwer nachweisbar. Erst zwischen den peripheren Abschnitten der Elfenbeinzellen findet eine ganz regelmässige Aufsplitterung der interzellulären kollagenen Stränge statt, sodass diese zunächst in eine konische periphere Verbreiterung übergehen, dann gegen die Oberfläche der vom Elfen-

bein eingenommenen Zone hin sich auf das deutlichste in mehrere divergierende dickere Fasern auflösen, deren jede noch weiter in sehr zahlreiche feinste Fibrillen bis zur Grenze des Schmelzepithels hin ausstrahlt (Fig. 3, 4, 6). Diese Fibrillen sind die Fibrillen der Zahnbeingrundsubstanz. Sie stehen mit den Elfenbeinzellen in keinerlei genetischem Zusammenhang. Sie füllen innerhalb des Elfenbeinbereichs die Räume zwischen den weichen Zahnfasern im wesentlichen aus (Fig. 6). Aus den gemachten Befunden ergibt sich ganz bestimmt, dass die Zahnbeingrundsubstanz nicht ein Produkt der Elfenbeinzellen ist, wie bisher fast alle Autoren ausdrücklich annehmen, sondern aus Bindegewebsfibrillen sich aufbaut, die mit denen der Zahnpulpa kontinuierlich sind. Der Zusammenhang derselben wird durch die interzellulären kollagenen Fasern in den Zwischenräumen der Elfenbeinzellen vermittelt.

Aus dem Verhalten der Elfenbeinzellen selbst lässt sich andererseits beweisen, dass dieselben keine Zahnbeingrundsubstanz liefern können.

Die Elfenbeinzellen entwickeln sich bekanntlich aus den an der Oberfläche der Pulpa, den Schmelzzellen gegenüberliegenden Bindegewebszellen. Diese Zellen setzen sich durch ihre zarten Ausläufer schon sehr früh mit den Schmelzzellen in Verbindung. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass dieselben unter dem Einflusse der direkten Verbindung mit der Schmelzmembran infolge einer Chemotaxis der Schmelzzellen stärker wachsen, als die übrigen sich nicht zu Elfenbeinzellen differenzierenden Pulpazellen. Diese peripheren Pulpazellen dehnen unter Zunahme ihres Kerns und Protoplasmas ihren Zellleib nur in einer Hauptrichtung und zwar senkrecht zur Oberfläche der Pulpa aus. Hierbei verlieren sie ihre anfangs vorhanden gewesenen zahlreichen Ausläufer bis auf zwei, von denen einer in das Innere der Pulpa als Pulpafortsatz, der andere nach aussen in das Elfenbein als Zahnfaser läuft. Der Elfenbeinzelle gibt die letztere als der besonders stark hervortretende Protoplasmafortsatz ein besonderes Gepräge (Fig. 7—10). Dieser Fortsatz liegt in der Verlängerung der Längsaxe der Elfenbeinzelle und geht kontinuierlich aus dem peripheren homogenen Abschnitte der letzteren hervor; er ist wenig färbbar und in seinen inneren Teilen durchaus homogen. Sofort bei dem Ein-

tritt des Protoplasmafortsatzes in den Bereich der Dentinsubstanz wird seine Aussenfläche von einem scheinbar aus Körnern zusammengesetzten, membranartigen Saume umgeben; aus dem vermutlich die spätere Neumannsche Zahnfaserscheide hervorgeht (Fig. 6, 10). Durch diesen Saum wird die Elfenbeinzelle sowie die Zahnfaser scharf von der Zahnbeingrundsubstanz getrennt. Man erkennt deutlich, dass die Substanz der Elfenbeinzelle nur in die der Zahnfaser übergeht und niemals die Zahnbeingrundsubstanz bilden kann.

Der zentrale oder Pulpafortsatz ist sehr zart. An Schnittpräparaten beobachtet man ihn höchst selten, an isolierten Zellen öfter. Wahrscheinlich setzt er sich mit den Ausläufern der Pulpazellen in Verbindung. Seitliche Fortsätze, wie sie Waldeyer und Boll beschreiben, existieren dagegen an den von mir untersuchten Elfenbeinzellen nicht. Dass seitliche Fortsätze in noch späteren Entwicklungsperioden des Zahnes sich bilden, halte ich für unwahrscheinlich. Ich kann höchstens zugeben, dass durch Schrumpfung der Elfenbeinzellen die Seitenteile zackig werden können.

Der erwähnte körnige Saum der Zahnfaser färbt sich an Schnitten mit der M. Heidenhainschen Methode schwarz, mit der Ehrlich-Biondischen Dreifachfärbung rot. Durch die Färbbarkeit dieses Saumes wird in Schnittpräparaten die Verfolgung der schlecht färbbaren jungen Zahnfaser in das Zahnbein sehr erleichert. In der Figur 6 erscheinen die Zahnfasern in der Zahnbeingrundsubstanz als längliche, ovale oder runde, ungefärbte, aber rot umsäumte Lücken und sind hier im Längs- oder Schrägschnitt getroffen.

Der Saum der weichen Zahnfaser geht wahrscheinlich schon sehr früh eine wenn auch nur lockere Verwachsung mit der Zahnbeingrundsubstanz ein. Schabt man nämlich von der Innenseite der jungen Zahnbeinlamelle, die in Flemmingschem Gemische fixiert und mit Delafieldschem Haematoxylin gefärbt war, die Elfenbeinzellen mit einem Messer ab, so gelingt es leicht, die Elfenbeinzellen zu isolieren. Man bekommt die Bilder der Figuren 7, 8, 9. An ihnen ist die Zahnfaser nackt, nicht von einem Saume bekleidet, wie auf Schnittpräparaten, wo sie in ihrer natürlichen Lage zur Zahnbeingrundsubstanz verbleibt (Fig. 10). Nur an der Basis der Zahnfaser, an der Übergangs-

stelle des Protoplasmas der Elfenbeinzelle in die Zahnfaser wird letztere von einem körnigen Saume ringsum umgeben. Ich vermute daher, dass der an den Fig. 7, 8, 9 fehlende Saum der Zahnfaser schon mit der Zahnbeingrundsubstanz verwachsen war und so beim Herausziehen der Elfenbeinzelle aus dem Dentin in der Grundsubstanz des Elfenbeins haften bleibt.

Der Zellleib der Elfenbeinzelle lässt einen kleinen äusseren, homogenen und einen grösseren inneren differenzierten Abschnitt erkennen. Der innere enthält an der Basis einen meist ovalen sehr chromatinreichen Kern; der in der Regel zwei Nukleolen enthält. Mit der M. Heidenhainschen Methode färben sich zahlreiche Körner des inneren Protoplasmaabschnittes schwarz (Fig. 10), mit der Ehrlich-Biondischen Methode rot. Anstatt dieser Körner markieren sich an den mit Delafieldschen Haematoxylin gefärbten Elfenbeinzellen der Figuren (7—9) zahlreiche, oft dicht beieinanderliegende bläschenförmige Gebilde, ähnlich den Sekretkügelchen einer sezernierenden Zelle. Diese Kügelchen des basalen Abschnittes fliessen in der Zohe des äusseren homogenen Abschnittes zusammen. Höchstwahrscheinlich werden, solange die Zahnfaser wächst, im inneren Abschnitt des Zellleibes immer neue Körnersubstanzen produziert, welche nach der Peripherie zu nur zur Bildung der Zahnfaser abgegeben werden.

Die Elfenbeinzellen haben also nach meinen Befunden keinen Anteil an der Bildung der Elfenbeingrundsubstanz, und doch stehen sie mit ihr in so nahem Konnex, dass ihnen eine wichtige Funktion zukommen muss. Dieselbe besteht darin, die immer mehr verkalkende und dicker werdende, bei Säugetieren gefässlose Zahnbeinschicht mit Ernährungskanälchen zu versehen. Dies geschieht nun augenscheinlich durch die sich immer mehr entwickelnde Zahnfaser mit ihren zahlreichen Ästen. Durch die reiche Verästelung der Zahnfasern und der in Anschluss hieran sich entwickelnden Zahnbeinkanälchen, die sehr früh miteinander sich verbinden und mit der Pulpahöhle in beständiger Kommunikation bleiben, wird ein für die ernährende Flüssigkeit der Pulpa passierbares Röhrensystem geschaffen.

Im Gegensatz zu meinen Befunden über das Verhalten der Substanz der Elfenbeinzelle in ihrem peripheren Abschnitte,

welcher nur in die der Zahnbeinfaser übergeht, stehen folgende Angaben Waldeyers: „Die Übergangsschicht zu den Elfenbeinzellen (Zahnbeingrundsubstanz) geht so allmählich in das Protoplasma der Elfenbeinzelle über, dass es in der Tat ganz unmöglich ist, wenigstens beim frischen Präparat, überhaupt eine Grenze zu ziehen. Da erscheint alles als ein Kontinuum, indem sich nur die Ausläufer, aber auch wieder mit allmählichem Übergang bemerklich machen.“

Diese Angaben Waldeyers sind mir unerklärlich umsomehr, als sie mit der Zeichnung Waldeyers in Fig. 3 nicht übereinstimmen; hier gehen fast alle Elfenbeinzellen nicht in die Zahnbeingrundsubstanz, sondern nur in die Zahnfasern über, welche sich ebenfalls deutlich gegen die Zahnbeingrundsubstanz absetzen.

Nach Waldeyer nehmen auch die weichen Zahnfasern an der Bildung des Dentins Teil und zwar in folgender Weise: „Auch jede weiche Zahnfaser bildet noch eine Zeit lang für sich ein kleines Verkalkungszentrum solange nämlich, bis sie ihre definitive Dicke erreicht hat. Ihre peripheren Schichten wandeln sich noch eine Zeit lang in leimgebende Substanz um, welche mit der übrigen Intertubularsubstanz in Verbindung tritt und nach und nach verkalkt; nur die innerste zunächst an die Zahnfaser stossende Lage wandelt sich, anstatt zu verkalken, in eine elastische Scheide um.“ Diese Angaben aus allerdings sehr zurückliegender Zeit lassen sich jetzt nicht mehr aufrecht halten. Es unterliegt vielmehr keinem Zweifel, dass die Seitenteile der zarten Zahnfaser sich stets deutlich gegen die fibrilläre Grundsubstanz absetzen, selbst wenn die letztere homogen erscheinen sollte.

---

v. Ebner, der wie Kölliker die Dentingrundsubstanz aus Sekretionsmassen der Elfenbeinzellen hervorgehen lässt, erwähnt, dass bereits zwischen den dem Zahnbeine zugekehrten Enden der Elfenbeinzellen feine, sich kreuzende Züge von Fibrillen zu sehen sind. Dieser Forscher sowie E. Hoehl, welcher diese konisch in Fibrillen auslaufenden Fasern mit Anilinblau färbte, kommen zu der Ansicht, dass nicht nur die dem Zahnbeine zugekehrten Endflächen der Elfenbeinzellen, sondern auch die einander

zugekehrten Seitenteile der peripheren Abschnitte an der Bildung der Zahnbeingrundsubstanz teilnehme.

Diese von den Autoren erwähnten Fibrillen stellen jedoch nur die periphere Ausstrahlung der von mir beschriebenen interzellulären kollagenen Fasern dar. Die durch die Auflösung in Fibrillen bedingte periphere Verbreiterung derselben verdeckt oft im mikroskopischen Bilde die Seitenteile der peripheren Abschnitte der Elfenbeinzellen. Und so erklärt sich der Irrtum dieser und vieler anderen Autoren, dass die Seitenteile der Elfenbeinzellen unter gleichzeitig vor sich gehender Verschmälerung der peripheren Abschnitte in die Zahnbeingrundsubstanz übergehe, später fibrillär werden und verkalken, und nur der zentrale Abschnitt unverkalkt als Zahnfaser übrig bleibt.

Die erste Anlage der Zahnbeingrundsubstanz ist von den Autoren als membrana praeformativa bezeichnet worden ist. Der Umstand, dass dieser von Raschkow im Jahre 1835 eingeführte, nicht hinreichend präzisierte Name von späteren Autoren zur Bezeichnung ganz verschiedener Bildungen verwandt worden ist, ist zu einem grossen Hemmnis für die gegenseitige Verständigung geworden. Es sind in der Literatur auch unter anderm Gebilde des Zahnes damit bezeichnet worden, welche mit der Zahnbeingrundsubstanz durchaus nicht identifiziert werden dürfen.

Ich gebe in folgendem eine Übersicht darüber, in welchem Sinne die namhaften Autoren diesen Namen gebraucht haben.

Raschkow gibt an, dass die membrana praeformativa den ganzen Zahnkeim überziehe und dicht über den Elfenbeinzellen liege; Huxley gebraucht den Namen für ein Häutchen, welches zwischen Schmelzzellen und den jungen Schmelzprismen liegt; Kölliker identifiziert sie mit der Grenzmembran zwischen Mukosa und Epithel, der keine spezifische Bedeutung zukomme; Waldeyer stellt die Begrenzung des Zahnkeims durch eine besondere Membran in Abrede und meint, die allererste Schicht der Dentinlage könne jedenfalls wie eine besondere Membran sich ausnehmen; v. Ebner scheint dagegen die von Raschkow beschriebene Membran, wenn ich ihn recht verstehe, anzuerkennen:

„Vor Beginn der Zahnbeinentwicklung sieht man an der Oberfläche der Papille die Zellen eine dichter gedrängte Lage bilden und über derselben, unmittelbar an die Schmelzzellen, wird eine blasse, durchsichtige, zellenlose Schicht sichtbar, in welche man noch ein Gewirre von Zellfortsätzen jedoch nicht bis an die freie Oberfläche des Zahnkeimes verfolgen kann. Bei Zusatz von Wasser und Essigsäure hebt sich am frischen Präparate ein Teil der Grenzschicht des Zahnkeimes in Form eines Häutchens ab und stellt die sogenannte Membrana praeformativa (Raschkow) dar.

Nach meinen Präparaten existiert zwischen Elfenbeinzellen und Zahnbeingrundsubstanz keine zusammenhängende Membran, welche nach der Basis zu auf die Oberfläche der Pulpa übergeht, wie es in der von v. Ebner gezeichneten Figur 132 aussieht. Dagegen färbt sich besonders deutlich an Sublimatpräparaten mit Rubin S. in dem basalen Abschnitte der Pulpa, den Schmelzzellen dicht anliegend, ein zellenloser fibrillärer Streifen der Pulpa und zwar intensiv rot. Er ist gleichbedeutend mit der von Kölliker als Basalmembran bezeichneten Bildung, ist aber ausschliesslich aus Bindegewebsfibrillen der Pulpa geformt, ist demnach eine nur von der Zahnpapille gelieferte Bildung. Dieselbe darf nicht als eine Grenzschicht zwischen Pulpa und epithelialer Schmelzmembran bezeichnet werden, da sie stets mit den Fibrillen der Pulpa im engsten Zusammenhang steht. Dagegen ist es wohl berechtigt, sie als eine auffallend deutlich differenzierte durch eine Verfilzung von Fibrillen verdichtete Oberflächenpartie der Zahnpapille zu unterscheiden, indem sie niemals einen Zellkörper in sich enthält, sondern nur Fibrillen (Fig. 1, 2). In Wirklichkeit ist sie nichts anders, als der zuerst auftretende Teil der Zahnbeingrundsubstanz.

Nach Hensens Beobachtungen an den Keimscheiben von Kaninchen und Meerschweinchen differenziert sich schon sehr früh unter dem Ektoderm eine sehr zarte Membran, die Membrana prima (Hensen). Dieselbe ist nach Hensens Angaben strukturlos; „Da sie zwischen Mesoblast und Epiblast gelegen ist, wird es schwer zu entscheiden, von welchem dieser beiden Lager dieselbe ausgeschieden wird. Nach dem ramifizierten Bau, welchen die Zellen des Mesoblast in dieser Periode zeigen, ist es wenig wahrscheinlich, dass dieselbe von ihnen ausgeschieden

werde, weshalb ich glaube, dass das äussere Keimblatt einzig in Betracht zu ziehen ist.“

Hensen betont mit Recht die grosse Bedeutung der Membrana prima für den Aufbau des Körpers, indem aus ihr hervorgeht: „Die erste Anlage der pia mater, die Membrana limitans retinae interna, die erste Grundlage der Chorioidea (homogene Grundlamelle), die Hülle der embryonalen Linse und die äusserst feine Umhüllung der Labyrinthblase, ferner, wie man u. A. am Schwanz der Froschlarve sehr schön wahrnimmt, die Grenzlage der Cutis. Die Tunicae propriae der Drüsen des Epiblast dürften auch kaum ohne Mitwirkung der Membran entstehen.“

Dass die von mir beschriebene Basalmembran, die an der Oberfläche der jungen Zahnpapille (Mesoderm) und unter der Schmelzmembran (Ectoderm) gelegen ist, ebenfalls ihre erste Grundlage in der Hensenschen Membrana prima hat, kann nicht dem geringsten Zweifel unterliegen. Die von Hensen erwähnte Grenzlage der Cutis am Schwanze der Froschlarve, dann die der Salamanderlarve habe ich ihrer Struktur nach untersucht und konstatieren können, dass dieselben echte Bindegewebsbildungen sind. Ihre Grundsubstanz setzt sich aus sehr feinen kollagenen Fibrillen zusammen, welche aller Wahrscheinlichkeit nach von den embryonalen verästelten Bindegewebszellen des lockeren subepithelialen Bindegewebes (Mesoderm) gebildet werden und wahrscheinlich von den Protoplasmafortsätzen derselben aus nach dem Epithel (Ectoderm) laufen. Hier legen sich die Bindegewebsfibrillen zu der Grenzlage der Cutis, der Basalmembran, zu einem sehr zierlichen Geflecht von Fibrillen zusammen und bilden in ihrer Gesamtheit eine bindegewebige Hülle um den ganzen Körper, welcher nur das Oberflächenepithel aufsitzt. Aus meinen Beobachtungen über die Strukturverhältnisse und die entwicklungsgeschichtliche Lage der Basalmembranen am Schwanze der Frosch- und Salamanderlarven, der Zahnpapillen von Embryonen der Säugetiere, glaube ich schliessen zu können, dass die von Hensen entdeckte Membrana prima eine echte und zwar die allererste Bindegewebsbildung ist, welche in ihrer späteren Entwicklung zahlreiche Modifikationen als Stützsubstanz der verschiedensten Organe eingehen kann.

Über die verschiedenen Theorien, welche in der Literatur inbetreff der Genese des Dentins gemacht wurden, muss ich noch eine Übersicht geben.

Schwann (1839) sieht die Zahnsubstanz als die verknöcherte Pulpa an, indem die oberflächlichen cylindrischen Pulpazellen sich mit organischer Substanz füllen, solid werden und verknöchern.

Nach Henle (1841) wandeln sich die zylindrischen Zellen in Fasern um und verknöchern.

Kölliker (1863) äussert sich nicht bestimmt und zwar folgenderweise: „Die Grundsubstanz des Zahnbeins entsteht nicht aus den Elfenbeinzellen, sondern ist entweder eine Ausscheidung dieser Zellen oder der Zahnpulpa, ähnlich einer Interzellularsubstanz. Da die Elfenbeinzellen an ihrem äusseren Ende unmittelbar in die Zahnfaser sich ausziehen und nicht, wie man bisher annahm, so auswachsen, dass die Zahnfasern nur als innere Teile derselben anzusehen wären, so ist es unmöglich, das Zahnbein unmittelbar von denselben abzuleiten. Da ferner die Elfenbeinzellen dicht aneinanderliegen und noch keine Zwischensubstanz zwischen sich enthalten, dieselbe vielmehr erst zwischen den auswachsenden Spitzen derselben auftritt, so geht es auch wohl nicht an, dieselbe unmittelbar aus der Pulpa abzuleiten und bleibt nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass sie unter Vermittlung von Elfenbeinzellen sich bildet.

Waldeyer (1865) behauptet, dass die Dentinbildung in einer Umwandlung eines Teils des Protoplasmas der Elfenbeinzellen in leimgebende Substanz besteht mit nachfolgender Verkalkung der letzteren, wobei der andere Teil des Zellprotoplasmas in Form weicher Fasern unverändert in der erhärteten Masse zurückbleibt.

Trotzdem Hertz (1866) nach seinen exakten Beobachtungen die Unmöglichkeit der Waldeyerschen Theorie hervorhob, bekam sie doch viele Anhänger. Hertz betont mit Recht, dass sich die Elfenbeinzellen mit der Zahnfaser stets scharf gegen die Zahnbeingrundsubstanz absetzen und ein Ineinandergehen der Substanz der Elfenbeinzellen in die Zahnbeingrundsubstanz unmöglich stattfinden kann. „Ich kann hiernach auch nur die Zellenfortsätze oder Zahnfasern als die direkte Fortsetzung der ganzen Zelle, nicht aber eines speziellen Teils der Zellen auf-

fassen und die zwischen den Elfenbeinzellen und verkalkter Grundsubstanz befindliche Schicht als eine ursprüngliche Interzellularsubstanz ansprechen. Waldeyer leugnet nun zwar die Interzellularsubstanz zwischen den Elfenbeinzellen gänzlich, zeichnet aber zwischen seinen Dentinzellen in Fig. 10 Lücken. Womit sind denn diese Lücken gefüllt? Ferner ist es doch nicht unmöglich, dass von den zentralen Pulpazellen, die anerkannt eine nicht unbeträchtliche Menge von Interzellularsubstanz besitzen oder aus den Blutgefässen der Pulpa ein für den Aufbau der Zahnbeingrundsubstanz hinreichendes Material geliefert werden kann."

Hertz sieht die Grundsubstanz des Zahnbeins als die chemisch umgewandelte und verkalkte Interzellularsubstanz der Pulpazellen an, in der die die Zahnfasern einschliessenden Kanälchen wandungslose Lücken darstellen." Befunde, welche für die Richtigkeit dieser Theorie sprechen, macht er nicht. Den Beweis des Zusammenhanges der unverkalkten Zahnbeinschicht mit den Elementen der Pulpa bringt er nicht.

Die Arbeiten von Morgenstern (1890) über die Entwicklungsgeschichte der Zähne brachten kein befriedigendes Resultat. Seine Ansicht über die Entwicklung der Elfenbeinzelle, die aus der Verschmelzung von zwei Elementarzellen hervorgehen sollen, erregten mit Recht starken Zweifel. Wie schon v. Ebner vermutet, kann die von Morgenstern aufgestellte Konjugationstheorie nur auf Trugschlüsse an Schrägschnitten der Elfenbeinzellen und auf schlechte Beobachtungen zurückgeführt werden.

E. Hoehl (1896), welcher merkwürdigerweise die Befunde Morgensterns bestätigt, war meines Wissens der erste, welcher zwischen den Elfenbeinzellen der Interzellularsubstanz deutlich färbte und erwähnt, dass dieselbe mit der Membrana praeformativa in Verbindung steht; doch erkannte er die Bedeutung der Interzellularsubstanz, deren kollagene Reaktion er tinktorisch nicht nachweisen konnte, nicht.

Dann arbeitete Walkhoff über die Genese des Zahnbeins. Die ersten Vorgänge erkannte er nicht. Den Befund Hoehls, dass die Zwischensubstanz der Elfenbeinzellen mit der membrana praeformativa (dentinogene Substanz) in Verbindung steht, schreibt er einer diffusen Färbung des Anilinblaues zu.

v. Ebner (1902) äussert sich über die Zahnbeinentwicklung folgendermassen: „Die äusseren protoplasmatischen Enden der Elfenbeinzellen wandeln sich zunächst in eine fast homogen aussehende Masse um, welche mit der von den Nachbarzellen gelieferten, zu einer gemeinsamen membranartigen Schicht zusammenfliesst (Membrana praeformativa). So entsteht eine oberflächliche homogene unverkalkte Zahnbeinlage. Hierauf geht die Umwandlung des Protoplasma der Elfenbeinzellen so vor sich, dass nur mehr die peripheren Teile des Protoplasma zu einer gleichmässigen Grundsubstanz zusammenfliessen, während die zentralen Teile als Zahnfasern beziehungsweise als Odontoblastenfortsätze erhalten bleiben."

Dass die erste Anlage des Dentins nicht homogen ist, wie v. Ebner angibt, sondern sich aus Bindegewebsfibrillen zusammensetzt, erwähnt Hansen in seinen exakten Untersuchungen über die Genese der Bindegewebssubstanzen.

Meine Untersuchungen haben somit folgendes ergeben:

1. Die Elfenbeinzellen beteiligen sich nicht an der Bildung der kollagenen Zahnbeingrundsubstanz, sondern entwickeln durch eine sekretorische Tätigkeit nur die Zahnfasern, welche die Ernährungskanäle, die Zahnbeinkanälchen, offen halten.
2. Die erste Anlage des Dentins ist nicht homogen, sondern setzt sich aus Bindegewebsfibrillen der Zahnpulpa zusammen. Die Fibrillen strahlen peripher nach der Oberfläche der Pulpa aus und verfilzen sich mit den Fibrillen der „Basalmembran", welche den Schmelzzellen anliegt. Die Basalmembran verdickt sich durch Hinzutreten von immer mehr aus dem Innern der Pulpa hervorwachsenden Fibrillen.
3. In der Zone der Elfenbeinzellen gehen die Fibrillen der Pulpa zunächst in die Zwischenräume zwischen den Elfenbeinzellen über. Sie bilden hier die von mir beschriebenen interzellulären kollagenen Stränge oder Fasern. Letztere splittern sich zwischen den peripheren Enden der Elfenbeinzellen auf in Fibrillen und gehen als solche peripheriewärts in die Fibrillen der Zahnbeingrundsubstanz über.

Zum Schlusse will ich noch bemerken, dass sich bei meinen weiteren Untersuchungen über die Genese der Knochengrund-

substanz gezeigt hat, dass Zahnbein- wie Knochengrundsubstanz nach demselben Prinzip angelegt sind. Auch die Knochengrundsubstanz entwickelt sich nicht aus den differenzierten Bindegewebszellen, den sogenannten Osteoblasten, sondern geht aus einem Filzwerk von Fibrillen hervor, die von dem lockeren embryonalen Bindegewebe gebildet werden und in die Grundsubstanz während der ganzen Entwicklung einstrahlen. Meine diesbezüglichen Befunde werde ich später mitteilen.

Literaturverzeichnis.

1. Raschkow: Meletemata circa mammalium dentium evolutionem Diss. Vratisl. 1835.
2. Schwann, Th.: Mikroskopische Untersuchungen. Berlin 1839.
3. Henle: Allgemeine Anatomie. Leipzig 1841.
4. Huxley: On the development of teeth and on the nature and importance. of Nasmuth's persistent capsula, in: Quart. Journal of microsc. science. Vol. III. 1854.
5. Kölliker, A.: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 4. Aufl. 1863.
6. Waldeyer, W.: Untersuchungen über die Entwicklung der Zähne. II. Teil. Zeitschr. f. rationelle Med. Bd. 24 (1865).
7. Derselbe: Bau und Entwicklung der Zähne. Handbuch der Lehre von den Geweben, herausgeg. von Stricker. 1871.
8. Hertz, H.: Untersuchungen über den feineren Bau und die Entwicklung. Virchows Archiv. Bd. 37. 1866.
9. Boll, Franz. Unteruchungen über die Zahnpulpa. Arch. f. mik. Anat. Bd. 4. 1868.
10. Morgenstern, M.: Entwicklungsgeschichte der Zähne. Handbuch der Zahnheilkunde, herausgeg. von Scheff. Band I. 1890.
11. Hoehl, Erwin: Beitrag zur Histologie der Pulpa und des Dentins. Arch. f. Anat. und Physiolog. Anat. 1896.
12. Walkhoff, O.: Die normale Histologie menschlicher Zähne einschliesslich der mikroskopischen Technik. Leipzig 1901.
13. v. Ebner: Histologie der Zähne mit Einschluss der Histogenese, Handbuch der Zahnheilkunde, herausgeg. von Scheff. II. Aufl. I. Bd. 1902
14. Hansen: Fr. C. C.: Über die Genese einiger Bindegewebssubstanzen. Anat. Anzeiger. Bd. 16. 1899.
15. Hensen, V.: Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte. Bd. 1. 1876.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

Fig. 1. Längsschnitt des Zahnkeimes eines Schweinsembryos, Sublimatalkoholeisessig; Eisenalaunhaematoxylin mit nachfolgender Färbung mit Rubin S. c) Zone der peripheren wenigdifferenzierten Pulpazellen, b) Zone der sich zu Elfenbeinzellen differenzierenden, a) Zone der zu Elfenbeinzellen entwickelten peripheren Pulpazellen. Sch.M. = Schmelzmembran mit beginnender Schmelzabsonderung an der Spitze. Z. = Zahnbeingrundsubstanz, teils tiefdunkel verkalkt, teils rot unverkalkt. E. = Elfenbeinzellen, zwischen denselben und zwischen den sich zu Elfenbeinzellen differenzierenden peripheren Pulpazellen der Zone b liegen die sich mit Rubin S intensiv rot färbenden interzellulären kollagenen Fasern, die aus der Vereinigung der Fibrillen der Pulpa (rote Fäserchen) entstehen. Im Bereich der Zone c ist die Basalmembran zu erkennen, welche der Schmelzmembran dicht anliegt und in welche die Fibrillen der Pulpa einstrahlen. Die hellen Lücken der Zahnbeingrundsubstanz entsprechen den weichen Zahnfasern.

Fig. 2. I. Sch. = Inneres Schmelzepithel. B. M. = Basalmembran, in welche äusserst feine Fibrillen der Pulpa einstrahlen. p. P. = Anhäufung der peripheren Pulpazellen (Kerne) gegenüber dem Schmelzepithel; der Zellleib der gezeichneten Kerne ist im Präparat nicht gefärbt. p. f. P. = peripherer fibrillärer Pulpastreifen. F. d. P. = Fibrillen der Pulpa. Sublimatalkoholeisessig. Eisenalaunhaematoxylin-, dann Rubin S-Färbung.

Fig. 3. Sch. Z. = Schmelzzellen. Z. = erste Anlage der Zahnbeingrundsubstanz. p. P. = periphere Pulpazellen, welche beginnen, sich zu Elfenbein. zellen zu entwickeln. Zwischen ihnen interzelluläre kollagene rote Fasern, welche nach den Schmelzzellen zu in Fibrillen zerfallen. F. d. P. = Fibrillen der Pulpa, zum Teil zu Bindegewebsfasern vereint, gehen in die interzellulären Fasern über. Flemmingsches Gemisch. Eisenalaunhaematoxylin, dann Färbung mit Rubin S.-Orange G.-Lösung. Kalbsembryo.

Fig. 4. Sch. M. = Schmelzmembran. Z. = Zahnbeingrundsubstanz. In ihr beginnende Kalkablagerung (schwarz). E. = Elfenbeinzellen. I. c. F. = Interzelluläre kollagene Fasern. F. d. P. = Fibrillen der Pulpa, sie legen sich zu mehreren aneinander zu Bindegewebsfasern. Letztere vereinigen sich meist an der Basis der Elfenbeinzellen zu interzellulären kollagenen geschlängelt verlaufenden Fasern. Sie bilden die Interzellularsubstanz zwischen den Elfenbeinzellen, verbreitern sich durch Aufsplitterung zwischen den peripheren Enden der Elfenbeinzellen, lösen sich im Bereiche der Zahnbeingrundsubstanz in Fibrillen auf und bilden so die Zahnbeingrundsubstanz (dentinogene Substanz, membrana praeformativa). Schnitt von einem Schneidezahn eines Kalbsembryo. Flemmingsches Gemisch. Eisenalaunhaematoxylin, dann Färbung mit Rubin S-Orange G-Lösung.

Fig. 5. Sch. M. = Schmelzmembran mit beginnender Schmelzbildung (Schmelzbildung (Schmelz weiss, Tomesscher Fortsatz schwarz). Z. = Zahnbeingrundsubstanz. I. c. F. = Interzelluläre kollagene Fasern. E. = Elfenbeinzellen. Die Kalkablagerung in der Zahnbeingrundsubstanz ist in der schwarzen Zone vor sich gegangen, peripher von ihr bleibt ein Streifen der Grundsubstanz (rot) den jungen Schmelzprismen gegenüber unverkalkt, nach der Pulpa zu tritt die Verkalkung in Form von Zacken (schwarz) auf zwischen den Fibrillen der peripherwärts ausstrahlenden interzellulären kollagenen Fasern. Schweinsembryo. Eisenalaunhaematoxylin, dann Rubin S. Sublimatalkoholeisessig.

Fig. 6. Z. = Zahnbeingrundsubstanz. I. c. F. = Interzellaläre kollagene Fasern. Die Zusammensetzung der Zahnbeingrundsubstanz aus den Fibrillen der interzellulären kollagenen Fasern ist sehr deutlich in diesem Sublimatpräparat, das nach der Ehrlich-Biondischen Methode gefärbt ist, zu sehen. Der Saum der weniggefärbten Zahnfasern, welche im Längs- und Schrägschnitten getroffen sind, erscheint granuliert (rot punktiert). E = Elfenbeinzellen.

Fig. 7, 8, 9. Durch Isolation gewonnene Elfenbeinzellen vom Kalbsembryo. P. f. = Protoplasmafortsatz oder Zahnfaser, an der Basis umgeben von einem scheinbar körnigen Saum S. Der Zellleib enthält einen homogenen peripheren Abschnitt und einen basalen, zahlreiche Sekretbläschen zeigenden Abschnitt. Der letztere ist in den Fig. 8, 9 stärker in der Nähe des Kerns, sehr wenig nach der Zahnfaser zu gefärbt. Flemmingsches Gemisch. Delafieldsches Haematoxylin.

Fig. 10. Elfenbeinzelle aus einem Schnittpräparat vom Kalbsembryo. Zenkersche Flüssigkeit; Eisenhaematoxylin. Im inneren (basalen) Abschnitt (i. A.) der Zelle zahlreiche schwarze Körner (Sekretkörner). Der äussere Abschnitt (a. A.) ist homogen wenig gefärbt, er geht kontinuierlich in die Zahnfaser (Z. f.) über. Letztere ist scheinbar von einem gekörnten Saume umgeben.

Über die histologischen Veränderungen des Zahnschmelzes während der Erhärtung, insbesondere beim Menschen.

Von
Professor V. v. Ebner in Wien.

Hierzu Tafel II—V.

Inhalt.

Einleitung.

In zwei vorläufigen Mitteilungen (12, 13) habe ich bereits kurz den Gegenstand besprochen, welchem der wesentliche Inhalt der folgenden Abhandlung gewidmet sein soll. Wie aus dem weichen, leicht schneidbaren, embryonalen — das steinharte Schmelzgewebe des fertigen Zahnes zustande kommt, ist ein Problem, das noch wenig in Angriff genommen worden ist, obwohl es sowohl von rein histologischen Gesichtspunkten, als von Seiten der Zahnheilkunde ein besonderes Interesse beansprucht. Meine Untersuchungen suchten zunächst festzustellen, wie bei der Ausbildung der Zähne des Menschen der ursprünglich weiche Schmelz durch harten Schmelz ersetzt wird, wobei es sich darum handelte, an einer grösseren Zahl von geeigneten Entwicklungs-

stadien von Zähnen die topographische Anordnung des weichen und des harten Schmelzes rein deskriptiv festzustellen. Um dieses auszuführen, musste vor allem eine Methode gesucht werden, um den harten und weichen Schmelz und die Übergangsformen dieser beiden Schmelzarten an Schliffen sicher zu unterscheiden. Dabei ergab sich aber alsbald die Schwierigkeit, dass auch im fertigen Zahne der Schmelz durchaus nicht überall von demselben Ausbildungsgrade ist und dass insbesondere die unter dem Namen der Retziusschen Streifen (Konturbänder und Konturstriche Preiswerks) bekannten Bildungen, abgesehen von anderen, teils inselartig im Schmelze verteilten, teils die Oberfläche des Zahnbeines berührenden Stellen, niemals die Beschaffenheit des hellen, fast durchscheinenden, völlig harten, normalen Schmelzgewebes erlangen. Einige Haupttatsachen über die topographische Anordnung von weichem und hartem Schmelze liessen sich namentlich an Milchschneidezähnen, an welchen die Retziusschen Streifen oft fast ganz fehlen, mit Hülfe der Untersuchung mit dem polarisierenden Mikroskope feststellen, da seit Hoppe-Seylers (16) Untersuchungen bekannt ist, dass die jugendlichen Schmelzprismen positiv, die fertigen Schmelzprismen dagegen negativ doppelbrechend sind. Aber bei der praktischen Verwertung des Prinzipes dieser Methode zeigten sich im einzelnen solche Schwierigkeiten, dass ein genaueres Studium der Struktur der Schmelzprismen unabweisbar schien. Es war vor allem die auffällige und für die ganze Frage sehr wesentliche Tatsache zu berücksichtigen, dass eine Reihe von Flüssigkeiten, welche die Schmelzprismen nicht angreifen, die positive Doppelbrechung der jugendlichen Schmelzprismen in eine negative verwandeln, oder dieselbe fast zum Verschwinden bringen.

Nur Wasser und Alkohol liessen die am trockenen jugendlichen Schmelze wahrnehmbare Doppelbrechung fast unberührt. Diese Tatsache war zunächst ein schlagender Beweis dafür, dass die jugendlichen Schmelzprismen, trotz ihres bei mittleren Vergrösserungen scheinbar homogenen Aussehens, für Flüssigkeiten durchdringbar, imbibirbar sind, da nach Auswaschen der die Doppelbrechung verändernden Flüssigkeiten durch Alkohol oder Wasser die ursprüngliche positive Doppelbrechung wiederkehrte. In voller Übereinstimmung mit diesen Erfahrungen steht die Tatsache, dass jugendliche Schmelzprismen sich in toto mit Silber-

nitrat (Smreker) und mit Farbstoffen imprägnieren lassen. Ein genaueres Bild der Veränderungen, welche ein Schmelzprisma im Laufe seiner Ausbildung erfährt, konnte nur durch neuerliche Untersuchung der Struktur der Prismen erlangt werden. Ein solches Studium schien umsomehr geboten, als die wichtigen Untersuchungen Smrekers (23, 24) zu dem überraschenden Resultate führten, dass die allgemein verbreiteten Vorstellungen über die Formen der Schmelzprismen sehr unzureichende waren und eine der gewöhnlichsten Prismenformen, nämlich die einer halbrunden Rinne oder einer halbrunden Säule mit einseitigen Kannelierungen bisher ganz übersehen wurde. Nur Viggo Andresen (1) erwähnt der „in der Regel bogenförmigen Begrenzungslinien" der Prismen, ohne jedoch auf diesen Befund näher einzugehen. So scheint es naturgemäss, zunächst eine Schilderung der Struktur der Schmelzprismen im jugendlichen und ausgebildeten Zustande der Beschreibung der Zahnschliffe und der topographischen Anordnung des jungen und fertigen Schmelzes vorauszuschicken.

I. Formen und Verbindungen der Schmelzprismen.

Wie Smreker an Schliffen nachgewiesen hat und zwar sowohl an solchen, die mit Silbernitrat imprägniert waren, als an gewöhnlichen, gut polierten Schliffen, ist der Querschnitt der Schmelzprismen durchaus nicht immer rundlich oder polygonal; im Gegenteile, die Prismen zeigen vorwiegend Formen, die man durch einen einseitig wirkenden Druck in ähnlicher Weise sich bedingt vorstellen kann, wie die Zellformen eines geschichteten Pflasterepitheles. Wie in der Flügel- oder Stachelzellenschicht eines geschichteten Pflasterepitheles die Zellen eine gewölbte Oberfläche zeigen und eine von Facetten eingebuchtete Unterfläche, welche durch die gewölbten Flächen der darunter liegenden Zellen bedingt ist, so zeigen auch häufig die Schmelzprismen eine gewölbte Fläche auf der einen Seite, welcher gegenüber eine oder mehrere konkave Flächen stehen, die durch die gewölbten Flächen benachbarter Prismen bedingt sind. Dadurch kommt am reinen Querschnitte einer Prismenlage eine Arkadenzeichnung zustande, die an das Bild erinnert, welches dachziegelförmig sich deckende Schuppen mit halbkreisförmigen, freien Rändern geben (Fig. 17b, 39). Die konvexe Seite der Arkaden

ist fast ausnahmslos der Zahnbeinseite zugewendet, wie Smreker feststellte. Eine genauere Untersuchung ergibt, dass die Querschnittsformen der Prismen im einzelnen verschieden sind. Liegen die Prismen in regelmässigen Reihen hintereinander, so erscheinen sie wie einfache Rinnen mit stark verdicktem, abgerundetem Boden und zugeschärften Rändern. Liegen die Prismen aber in alternierenden oder unregelmässigen Reihen, wobei jedes Prisma an der einen Fläche von zwei oder auch drei Prismen eingedrückt erscheint, so ergeben sich, statt der einfachen, doppelte, oder mehrfache Rinnen, welche von dünnen, blatt- oder flügelartigen Scheidewänden, die von der eingedrückten Fläche ausgehen, gesondert erscheinen. Bisweilen sind die Doppelrinnen ganz abgeflacht und aus dem gewölbten Körper des Prisma geht dann ein allmählich sich zuschärfender Grat oder Flügel ab, wodurch das Prisma im ganzen eine abgeplattete Form erhält. Es scheint sonderbar, dass diese bemerkenswerten Strukturbilder, welche Smreker zuerst an Silberpräparaten sah und später auch an gefärbten und ungefärbten Schliffen eingehend (24) beschrieb, so lange übersehen wurden. Der Grund liegt wohl darin, dass in früherer Zeit meistens nur geätzte Schliffe bei schwächerer Vergrösserung untersucht wurden. An solchen Schliffen werden die dünnen flügelartigen Scheidewände der Rinnen stark angegriffen und von der oberflächlich gequollenen Kittsubstanz zwischen den Prismen schwer unterscheidbar. Man erhält dann bei schwachen und mittleren Vergrösserungen leicht den täuschenden Eindruck allseitig von geraden Linien begrenzter Polygone; kann sich aber bei starken Vergrösserungen auch an solchen geätzten Schliffen vom wahren Sachverhalte überzeugen. Die Täuschung wird umso begreiflicher, als ja in der Tat auch häufig von geraden Linien begrenzte polygonale Querschnitte vorkommen (Fig. 5 und 16). Besser und leichter sind die rinnenförmigen Einbuchtungen der Prismen an ungeätzten polierten Schliffen zu sehen. Da man an Schliffen häufig im Zweifel bleibt, ob man reine Querschliffe von Prismen vor sich hat und ich selbst anfänglich der Meinung war, die Smrekerschen Arkaden seien durch Schiefschnitte zu erklären, so war der Versuch an isolierten Prismen die Formen derselben festzustellen, dringend geboten. An teilweise isolierten Prismen, welche an feinen Schliffen sich darboten, hat bereits Smreker die flügelartigen Fortsätze der Prismen sicher nach-

gewiesen. Schwer gelingt es aus hartem Schmelze einzelne Prismen auf längere Strecken zu isolieren und man bleibt häufig im Zweifel, ob die isolierten Stücke natürliche, oder durch Bruch verunstaltete Oberflächen besitzen. Umso besser gelingt die Isolierung an jugendlichem Schmelze, der, wie Smreker zeigte, schon die charakteristischen Formen der Einbuchtungen an Schliffen erkennen lässt. Ich bediente mich zur Isolierung teils der Zähne von neugeborenen Kindern, vorzüglich aber der noch nicht durchgebrochenen Molaren eines jungen Wildschweines (Frischling), sowie von einem Kuhkalbe, welche reichliches Material boten. Die Isolierung der Prismen gelingt durch Zerzupfen mit Nadeln in Wasser. Öfter bediente ich mich auch des vorherigen Kochens des Schmelzes in 10 pCt. Kali- oder Natronlauge, worauf eine Isolierung eines Teiles der Prismen durch Schütteln in Wasser gelang. Diese mehr schonende Isolierung schien eine bessere Gewähr für natürliche Oberflächen zu bieten, als das einfache Zerzupfen. Es ergaben sich jedoch keine wesentlichen Unterschiede der beiderlei Befunde. Nur das wäre zu bemerken, dass mit der Schüttelmethode längere Prismenstücke isoliert werden konnten. Untersucht man die vorher in destilliertem Wasser gut gewaschenen Präparate trocken, so findet man, neben Prismenstücken mit mehr gleichmässig dunklen Konturen, zahlreiche andere mit mehr weniger gut erhaltenen, dünnen, flügelartigen Anhängen (Fig. 3b) und solche von deutlicher Rinnenform (Fig. 3c). Die Flügel erscheinen meist zackig ausgesplittert (Fig. 3b und 6a) oder stellenweise ganz abgebrochen (Fig. 3e unten) und gar nicht selten, wie in eine Reihe feiner Nadeln aufgelöst (Fig. 3d u. 6b, c, d). Letzterer Befund könnte vielleicht auf eine präformierte Struktur anderer Art bezogen werden. Denn man kann mitunter auch zusammenhängende Splitter einer einfachen Prismenlage finden, an welchen benachbarte Prismen durch feine, kammartige Brücken verbunden sind (Fig. 8 u. 13), oder auch Prismenlagen, an welchen in der Aufsicht eine aus einer Reihe von Höckern bestehende Kante zu sehen ist (Fig. 10), welches letztere Bild wohl zu dem früheren, wie Aufsicht und Profil sich verhält. Da die flügelartigen Fortsätze zwischen die Prismen eindringen, die zuletzt erwähnten Brücken aber zweifellos Verbindungen zwischen zwei Nachbarprismen herstellen, welche den Interzellularbrücken, wie man

sie zwischen Epithelzellen findet, morphologisch entsprechen, so müssen diese Interkolumnarbrücken, wie ich sie nennen will, von den flügelartigen Fortsätzen der Schmelzprismen ebenso unterschieden werden, wie die Flügel der Flügelzellen eines geschichteten Pflasterepitheles von den Stacheln, welche den abgerissenen Interzellularbrücken entsprechen. Ob nun Bilder, wie das in Fig. 3d gezeichnete, auf einen in Nadeln aufgelösten Flügelfortsatz oder auf Interkolumnarbrücken zu beziehen sind, erscheint zweifelhaft; doch spricht die Länge der Zacken und die Tatsache, dass alle Flügel eine Neigung zu zackiger Zersplitterung zeigen für die erstere Deutung. Die schwierige Frage der Beziehungen zwischen Flügelfortsätzen und Interkolumnarbrücken wird nun noch dadurch verwickelter, dass, wie es scheint, die Interkolumnarbrücken niemals drehrunde Verbindungen zwischen Nachbarprismen, sondern leistenartige, schräg laufende Platten darstellen. Dafür spricht, dass man solche Leisten an Längsschliffen direkt sehen kann, während an Querschliffen keine Interkolumnarbrücken gesehen wurden (Fig. 4). Es ist mir nur an Schliffen gelungen, gleichzeitig Flügelfortsätze und Interkolumnarbrücken zu sehen und ich halte es daher für berechtigt, Interkolumnarbrücken und nadelförmig aufgesplitterte Flügelfortsätze als verschieden anzusehen. Doch ist es häufig schwer, beiderlei Dinge auseinander zu halten, umsomehr, als im Laufe der Ausbildung des Schmelzgewebes Nachbarprismen mit ihren flügelartigen Fortsätzen miteinander verschmelzen können, wie bereits Smreker nachgewiesen hat. Besonders Präparate vom jungen Schmelze des Kalbes (Fig. 6, 6d) brachten mich zu der Vermutung, dass Interkolumnarbrücken aus nadelartigen Kalkstäben von Flügeln der Prismen hervorgehen können. Die Untersuchung der Isolationspräparate vom jungen Schmelze des Kalbes führte mich auch zu einer, wie ich glaube, befriedigenden Aufklärung über die bisher rätselhafte, nadelartige Aufsplitterung der jugendlichen Schmelzprismen. Bei der Herstellung von Präparaten in Wasser sah ich oft Prismen in wälzender Bewegung und konnte dabei an vielen deutlich sehen, dass die Flügel fast bandartig abgeplattet waren. Viele Prismen zeigten nadelartig aufgelöste Flügel, deren Nadeln schräg gegen die Längsachse der Prismen gerichtet sind (Fig. 6b, c, d, Fig. 3d). Der Winkel, welchen die Nadeln mit der Längsrichtung der Prismen bilden,

ist häufig so spitz, dass er unter 30° herabgeht und es können, bei flüchtigem Anblick, die Nadeln wie von dem Prisma künstlich durch Längsspaltung abgerissene Fäserchen erscheinen. Wenn nun ein solches Prisma während des Wälzens mit seiner Schmalseite zur Ansicht kam, so erhielt man den Eindruck, als ob das eine oder beide Enden der Länge nach in Nadeln aufgesplittert wären, wie dies Fig. 6e veranschaulicht. Zusammenhängende Prismen, welche in der Ruhelage ihre Schmalseiten darbieten (Fig. 6f), zeigen ebenfalls häufig an dem einen Ende scheinbar nadelartige Zersplitterung in der Längsrichtung, welche sich durch die Anwesenheit von Flügeln mit schräg zur Längsachse der Prismen verlaufenden Nadeln erklären lässt. Nimmt man dazu, dass stets in Zerzupfungspräparaten von jungem Schmelze zahlreiche abgebrochene Nadelstücke vorhanden sind, so wird man begreifen, dass man sehr leicht den täuschenden Eindruck erhält, dass die jugendlichen Schmelzprismen der Länge nach in Nadeln zerfallen und eine wesentlich andere Struktur besitzen, als die fertigen Schmelzprismen, an welchen zwar häufig Schrägbrüche aber keine Nadeln bei Isolationsversuchen zur Beobachtung kommen. Es wird weiter unten bei Besprechung der feineren Struktur der Schmelzprismen noch ausführlicher davon die Rede sein müssen, dass mit der zunehmenden Verkalkung des Schmelzgewebes diese Nadelbildungen allmählich verschwinden, ohne dass es, wie ich früher annehmen zu müssen glaubte (8, 9), zu einem gänzlichen molekularen Umbau der Prismen kommt.

Ist es schon recht schwierig über das Verhalten der Flügelbildungen jugendlicher Schmelzprismen und der Interkolumnarbrücken sich ein bestimmtes Urteil zu bilden, so bietet ein weiterer Befund an Isolationspräparaten des jugendlichen Schmelzes noch mehr Rätselhaftes. Nicht selten findet man isolierte Platten oder häutchenartige Bildungen, welche die Abdrücke von Schmelzprismen zeigen (Fig. 11b), oder welche noch an Gruppen von Schmelzprismen festhaftend, deutlich erkennen lassen, dass es sich um Membranen handelt, welche zwischen Lagen von Schmelzprismen sich befinden (Fig. 11a). Die Membranen sind an trockenen Präparaten scharfkantig und zeigen ein Lichtbrechungsvermögen, das kaum geringer ist, als jenes der Prismen. Die Membranen sind also wohl verkalkt. Diese Membranen scheinen sich nur dort zu finden, wo Prismen in regelmässigen parallelen

Reihen nebeneinander liegen und am jungen Schmelze des Frischlinges ist es mir gelungen, am Querschnitte zwischen Reihen abgeplatteter Prismen solche Membranen wahrzunehmen (Fig. 7b). Man könnte diese Membranen vielleicht als isolierte Stücke von der die Zwischenräume zwischen den jungen Prismen erfüllenden Kittsubstanz ansehen. Allein die selbständige Isolierbarkeit und besonders auch das Verhalten am Querschnitte, an dessen Rissrande die Membranen hervorragten und deutlich als eine festere Masse von der die Prismen zunächst umgebenden Substanz unterscheidbar waren, spricht dafür, dass diesen verkalkten Häuten eine gewisse Selbständigkeit zukommt. Eine direkte Beziehung derselben zu den Flügelmembranen der Prismen ist unwahrscheinlich; die Struktur und das Verhalten am Querschnitte spricht entschieden dagegen (siehe Fig. 7).

Die komplizierten Formverhältnisse der jungen Schmelzprismen lassen sich an den fertigen Schmelzprismen nur mehr teilweise wieder finden. Die in der Regel sehr spärliche Zwischen- oder Kittsubstanz zwischen den Prismen, welche ausserdem im ganz harten Schmelze selbst völlig verkalkt, erschwert die Isolierung intakter Prismen bedeutend; immerhin kann man aus hartem Schmelze rinnenförmige (Fig. 1a) und mit flügelartigen Fortsätzen versehene Prismenstücke isolieren (Fig. 1b). Dass die Prismen mit Flügelfortsätzen auch im fertigen Schmelze bei weitem häufiger sind, als rundliche und polygonale Prismenformen, kann man hier allerdings nur an den Schliffen gut erkennen, da die Isolierung intakter Prismenstücke aus dem harten Schmelz, wie gesagt, nur schwer gelingt.

Abgesehen von den besprochenen Formverhältnissen der flügel-, platten- und nadelartigen Bildungen, welche gewissermaßen Anhänge der Schmelzprismen darstellen, kommen im Verlaufe der Körper der Schmelzprismen, auch wenn dieselben von polygonaler Form sind, nicht selten regelmässig angeordnete Verdickungen und Verdünnungen der Prismenkörper vor, welche denselben ein variköses, oder an den Rändern gezacktes Aussehen verleihen. Letzteres hat schon J. Tomes (32) an regelmässig sich senkrecht überkreuzenden Lagen von Schmelzprismen der Nagetiere gesehen. Dasselbe kann aber auch durch die Anwesenheit von Interkolumnarbrücken bedingt sein. Es kommt aber auch an nicht sich überkreuzenden Prismenbündeln, nament-

lich beim jungen Schmelze vor, dass dieselben abwechselnde Verdickungen und Verdünnungen zeigen (Fig. 9), wodurch eine Art Querstreifung zustande kommt, die aber, ebensowenig als die durch senkrechte Überkreuzungen oder durch Interkolumnarbrücken bedingte Querstreifung mit der Querstreifung verwechselt werden darf, die durch Ätzwirkung von Säuren auftritt. Nicht selten kann man solche Varikositäten der Prismen neben Ätzstreifung beobachten, wie dies beispielsweise in Fig. 12 abgebildet ist.

Ausnahmsweise kommen bei Tieren, wie es scheint, auch Prismen vor, welche der Länge nach aus feinen Fäserchen zusammengesetzt sind. So finde ich in der aus gekreuzten Prismenlamellen bestehenden inneren Schmelzlage in den Nagezähnen des Eichhörnchens die Schmelzprismen an Längsschliffen fein längsstreifig und an Querschliffen deutlich punktiert.

Über den Verlauf und die Anordnung der Schmelzprismen sind wir — soweit es die noch immer auf die Untersuchung von Schliffen beschränkte Methodik gestattet — bereits durch die älteren Arbeiten seit Linderer, Hannover, J. Tomes, Czermak, Koelliker etc. viel genauer unterrichtet, als über die Formen der Prismen; es soll daher auf diese Frage hier nicht eingegangen werden. Nur dagegen möchte ich neuerdings Bedenken erheben, wenn heute noch die Ansicht Anhänger findet, dass namentlich in der Krone, scharfwinkelige Knickungen von Schmelzprismen vorkommen. Ich konnte mich an Stellen, welche solche deutlich zu zeigen scheinen, stets davon überzeugen, dass an dem Scheitel des scharfen Winkels Prismen durchschnitten, also Durchkreuzungen von Prismen vorhanden waren. Die Kontinuität der Prismen konnte ich stets nur in Wellenbiegungen, die allerdings oft ziemlich steil sein können, verfolgen; der Krümmungsradius der Kurve der Umbiegung war aber immer noch mindesten 25 μ, also keineswegs eine scharfe Knickung.

II. Struktur der Schmelzprismen.

Um über die feinere Struktur der Schmelzprismen einen besseren Einblick zu erlangen, scheint es mir zweckmässiger zu sein, nicht von den fertigen, völlig versteinerten Elementen auszugehen, sondern schrittweise die Veränderungen zu verfolgen, welche die Prismen im Laufe ihrer Ausbildung durchmachen. Unter-

sucht man an noch leicht schneidbarem, jugendlichen Schmelze die jüngsten, an der freien Oberfläche befindlichen Prismenstücke, so fällt schon bei mittlerer Vergrösserung auf, dass dieselben nicht homogen erscheinen, sondern eine körnig-wabige Zeichnung erkennen lassen, welche bei der Untersuchung in Wasser oder in verdünntem Glyzerin hervortritt; noch deutlicher aber an trockenen Schliffen oder Isolationspräparaten, wobei freilich zufällige Unebenheiten der Oberfläche die Untersuchung oft in störender Weise erschweren. Mit homogener Immersion und starker Beleuchtung kann man auch am Glyzerinpräparate den globulitisch-wabigen Bau der Prismen deutlich erkennen; feine, rundliche oder längliche, stark lichtbrechende Körnchen, welche teilweise untereinander verschmolzen sind, lassen zwischen sich rundliche, da und dort zusammenfliessende Räume übrig, welche von einer schwächer lichtbrechenden Substanz erfüllt sind. Dies lässt sich sowohl an der Profilansicht (Fig. 2), als an den Querschliffen der Prismen (Fig. 5) deutlich erkennen und es ist dadurch der Zweifel ausgeschlossen, dass die Zeichnung etwa der zwischen den Prismen befindlichen Substanz allein zukäme. Letztere hat allerdings auch ein undeutlich wabiges Ansehen, erscheint aber im ganzen viel blasser als die Substanz der Prismen. Ich stehe also nicht an, den eben in Bildung begriffenen Prismen einen globulitisch-wabigen Bau im Sinne O. Bütschlis (4) zuzuschreiben, wie ihn dieser Forscher an vielen festen Substanzen, darunter an Bildungen aus kohlensaurem Kalk, an krystallinischen Strukturen verschiedener Art und sein Schüler O. Römer (21) insbesondere auch an den Prismen von Muschelschalen nachgewiesen hat. Verfolgt man die jungen Schmelzprismen von der Oberfläche nach innen, so wird der globulitisch-wabige Bau weniger deutlich und bei mittleren Vergrösserungen erscheinen die Prismen oft von fast gleichmässiger Helligkeit und Durchsichtigkeit, bei starkem Lichtbrechungsvermögen. Doch erkennt man an vielen Prismen die früher erwähnten varikösen Anschwellungen und häufig schräg zur Längsachse des Prismas gerichtete Streifen, welche an geflügelten Prismen in die nadelartigen Differenzierungen der Flügel sich fortzusetzen scheinen. Bei starken Vergrösserungen erkennt man dann wohl, dass auch an diesen Bildungen eine globulitische Struktur noch zu erkennen ist und dass die queren

Streifen, sowie die nadelartigen Fäserchen durch reihenweis dichter vereinte Körner zustande kommen. Die Annahme einer globulitisch-wabigen Struktur, auch für anscheinend homogen erscheinende junge Prismen, findet eine Stütze in dem Erfolge der Imprägnations- und Färbeversuche. Junge Schmelzprismen lassen sich leicht intensiv färben mit Methylblau, ferner mit Purpurin, welches ich nach der Methode von Grandis und Mainini (14) anwendete. Mit Jodkaliumjodlösung erhält man lebhafte Braunfärbung der Prismen. Einen zufälligen Färbungseffekt erhielt ich durch die von mir behufs Herstellung von Zahnschliffen gewöhnlich angewendete Methode. Ich brachte die zunächst aus freier Hand angeschliffenen Zähne in eine alkoholische, mit Benzol geklärte Lösung von ungebleichtem Schellack, der zur Vermeidung saurer Reaktion etwas Natriumkarbonat zugesetzt war. Die Zähne blieben darin 24 Stunden, wurden dann auf Objektträgern mit einem grossen Tropfen der Schellacklösung bei Ofenwärme bis zum festwerden des Schellacks belassen und nun fein geschliffen und nach Lösung des Schellacks in Alkohol poliert. An solchen Schliffen war nun jedesmal der jugendliche Schmelz lebhaft rot gefärbt durch das im ungebleichten Schellack enthaltene Erythrolaccin. Alle diese Färbungsmethoden beweisen zunächst nur, dass die jugendlichen Schmelzprismen für Flüssigkeiten durchdringbar sind, da sich die Substanz der Prismen durch und durch intensiv färben lässt; über die feineren Verhältnisse der globulitischen Struktur zeigen sie jedoch nicht mehr als ungefärbte Prismen. Um eventuell über den Ort der Ablagerung des Calciumphosphates etwas Genaueres zu erfahren, versuchte ich nach der Methode von Lilienfeld und A. Monti (18) zum Nachweise der mikrochemischen Lokalisation des Phosphors Schnitte von vorher in Celloidin eingebettetem, jungem Schmelze mit Ammoniummolybdat in salpetersaurer Lösung und nachträgliche Behandlung mit Pyrogallol zu imprägnieren. Ich erhielt aber nur eine diffuse graublaue Färbung. Die Prismen erschienen nur an ihren jüngsten äusseren Enden von etwas gröberen dunkler gefärbten Körnern erfüllt, sonst fein wabig. Eine weitere Verfolgung solcher Versuche schien umsoweniger von Interesse, als, wie L. Heine zeigte (Zeitschr. f. physiol. Chemie, 22. Band, S. 132) die Reaktion auch bei phosphorfreien Substanzen eintreten kann. Besondere Bilder erhält man aber — wenn auch

nicht konstant — durch Imprägnation mit Silbernitrat. Bringt man kleine Splitter von jungem Schmelz in $^{3}/_{4}$% Silbernitrat durch einige Stunden im Dunkeln und reduziert hierauf im Lichte, so erhält man manchmal eine Braun- bis Schwarzfärbung der Prismen, welche eine mehr weniger regelmässige Zeichnung erkennen lässt. Man sieht stellenweise eine Querstreifung, bedingt durch Reihen von helleren Körnern, welche durch dunkel gefärbte Zwischenräume getrennt sind und an den nadelartigen Splittern ebenfalls eine Zusammensetzung aus helleren Körnern mit dunkleren Zwischenräumen. Doch tritt diese Färbung nicht konstant auf, gewöhnlich werden die Prismen gleichmässig braun bis schwarz; bisweilen bleiben die Prismen farblos und die Schwarzfärbung beschränkt sich auf die Kittsubstanz, welche im jugendlichen Schmelze immer relativ reichlich zwischen den Prismen vorhanden ist und die leichte Isolierbarkeit derselben bedingt. Bei den eigentlichen Färbungsmethoden färben sich die Prismen und die Kittsubstanz; doch ist die Färbung der ersteren stets intensiver, als die der letzteren; eine differenzierende Färbung konnte ich mit Farbstoffen nicht erzielen.

Haben die Schmelzprismen einmal ein mehr homogenes Ansehen gewonnen, so ist bereits, wie an völlig ausgebildeten Prismen, eine grosse Neigung derselben beim Isolieren schräg abzubrechen, vorhanden. Es ist dies besonders deutlich an den, häufig beim Wildschweine und Kalbe vorkommenden, abgeplatteten Prismen zu sehen und man kann an diesen, wenn sie sich in einen nadelförmig zersplitterten Flügel fortsetzen, oft die Beobachtung machen, dass die Richtung des Schrägbruches mit jener der Nadeln übereinstimmt (Fig. 6b, d). Mit zunehmender Homogenisierung der Prismen nimmt ihre Färbbarkeit ab, die durch Varikositäten bedingten Querstreifen verschwinden allmählich und die nadelförmigen Bildungen verschmelzen mehr und mehr zu zusammenhängenden, blattartigen Massen. Aber noch immer sind die Prismen relativ leicht isolierbar und an Schliffen als scharf gesonderte Elemente zu sehen. Sie zeigen ausserdem zu dieser Zeit eine besondere Neigung, durch schwach saure Flüssigkeiten deutliche Querstreifung zu erhalten und Schliffe, welche mit Schellackeinbettung hergestellt wurden, ohne Zusatz von Alkalien, zeigen oft alle Prismen deutlich quergestreift. Die Ausbildung der Flügel bedingt nun häufig an Längsschliffen ein Bild, das

zu der Täuschung Anlass geben kann, als ob zwischen den Prismen eine Substanz vorhanden sei, die das Licht stärker bricht, als die Prismen. Es erscheinen nämlich die Zwischenräume zwischen den Prismen bei hoher Einstellung hell und bei tiefer Einstellung dunkel. Ich kannte diese Erscheinung schon seit meinen ersten Untersuchungen über den Zahnschmelz (5), glaubte sie aber dadurch erklären zu sollen, dass an den oberflächlich gelegenen Prismen konkave Flächen durch muscheligen Bruch entstanden seien. Man kann aber die Erscheinung, wie ich mich jetzt überzeugte, an vollständig eben polierten Schliffen wahrnehmen. Erst durch die Entdeckung Smrekers, über das häufige Vorkommen von Flügeln an den Prismen wird die Erscheinung begreiflich; die zwischen je zwei Prismen in der reinen Aufsicht vorliegenden Flügelkanten bedingen die leuchtende Lichtlinie bei hoher Einstellung. Wo keine Flügel vorhanden sind, sieht man stets das typische Bild der Kittsubstanz; dieselbe erscheint wesentlich schwächer lichtbrechend; also dunkel bei hoher, hell bei tiefer Einstellung. Mit fortschreitender Umbildung des Schmelzes wird die organische Substanz spärlicher und beim Entkalken in Säure erhält man zwar noch einen zusammenhängenden Rest der organischen Grundlage, derselbe ist aber im Bereiche der Prismen viel weniger dicht und schwächer färbbar als im Bereiche der Kittsubstanz. Dann folgt ein Stadium, in welchem die Prismen in Säuren sich vollständig lösen und nur mehr die Kittsubstanz als zusammenhängendes Maschen- oder Wabenwerk übrig bleibt, das sich mit Eosin, Congo usw. lebhaft färben lässt. Mit der vollständigen Ausbildung des fertigen Schmelzes verschwindet die Färbbarkeit desselben gänzlich, die Widerstandsfähigkeit gegen schwache Säurewirkung nimmt zu und es kommt endlich auch noch zur teilweisen Verkalkung der Kittsubstanz zwischen den Prismen, wohl auf dieselbe Art, wie die Verkalkung der Prismen selbst, indem durch fortschreitende Globulitenbildung endlich die ganze Kittsubstanz erhärtet. In diesem Zustande wird dann auch die Kittsubstanz in Säuren löslich; bleibt aber immer noch schwerer löslich als die Substanz der Prismen. Als Beginn dieses Vorganges betrachte ich, abgesehen von den wohl nur zwischen regelmässigen Reihen von Prismen vorkommenden, selbständig verkalkenden Membranen, die Bildung von Interkolumnarbrücken, beziehungsweise Interkolumnar-

leisten, wodurch zunächst unterbrochene Zusammenhänge und endlich, durch Ausfüllung der noch vorhandenen Zwischenräume, ziemlich solide Verschmelzungen der Prismen zustande kommen. So entstehen noch vor dem Durchbruche des Zahnes ausgedehnte Bezirke des Schmelzes, welche für das freie Auge völlig durchscheinend sich darstellen; an polierten Schliffen aber, fast wie eine homogene Masse erscheinen, welche keine deutlichen Grenzen von Prismen mehr erkennen lässt. Doch kann man auch an solchem, die höchste Stufe der Ausbildung erreichendem Schmelze an Splittern meist noch die Prismenstruktur erkennen und stets durch leichte Ätzung mit Salzsäure dieselbe sofort zur Anschauung bringen; ein Beweis, dass auch im ganz harten Schmelze die Kittsubstanz nicht so vollkommen verkalkt ist, wie die Prismen. Der kurz geschilderte Umwandlungsprozess der Schmelzprismen schreitet nun niemals an allen Punkten des Zahnschmelzes bis zur vollständigen Erhärtung des Schmelzes fort, am meisten nähern sich diesem Zustande unter den menschlichen Zähnen gut ausgebildete Milchschneidezähne. Einzelne Schmelzbezirke bleiben dauernd auf einer relativ frühen Entwicklungsstufe stehen, oder machen Umwandlungen durch, welche zu anderen Strukturbildern führen, als jenen, welche dem normalen völlig harten Schmelze zukommen. Es sind dies die besonders für die bleibenden Zähne charakteristischen Retziusschen Linien oder Streifen, beziehungsweise die Konturstriche (Preiswerk, 20), dann die auch bei Milchzähnen vorkommenden bandartigen Retziusschen Streifen (Konturbänder, Preiswerk), ferner unregelmässig angeordnete Schmelzbezirke, die durch Lücken und Kanälchen in der Kittsubstanz und unvollständig verkalkten Prismen ausgezeichnet sind, endlich die durch mehr weniger zahlreiche Kanälchen und unregelmässige Hohlräume stets ausgezeichnete Schmelzlage dicht am Zahnbeine.

III. Retziussche Streifen und Schmelzkanälchen.

Mit den Retziusschen Streifen habe ich mich bereits vor 15 Jahren eingehend beschäftigt. Damals handelte es sich wesentlich um den Nachweis, dass die scharfen braunen Linien, so wie die breiteren, bräunlichen, bandartigen Streifen an trockenen Schliffen wesentlich durch zwischen den Prismen befindliche Luft bedingt seien, wie zuerst Baume bestimmt behauptet hatte und

um die Widerlegung jener Angaben, welche die Linien durch Pigment, oder durch die besondere Verlaufsrichtung der Prismen erklären wollten. Die damals gegebene Darstellung war zunächst eine rein beschreibende und ich unterschied nach dem Verhalten an Längsschliffen zweierlei Streifen, die ich als Retziussche Streifen erster und zweiter Art unterschied. An den Streifen erster Art findet man stets an der Schlifffläche längs des Streifens die Prismen abgebrochen, die Streifen zweiter Art liegen in der Tiefe, ohne dass längs derselben Bruchränder von Prismen zu sehen wären. Dass beide Arten von Streifen nur verschiedene Erscheinungsformen desselben Strukturverhältnisses sind und an trockenen Schliffen luftführende Spalten um die Prismen enthalten, war ein Ergebnis, das wohl ziemlich allgemeine Zustimmung fand. Dass es sich im Bereiche der Retziusschen Streifen um eine unvollkommene Ausbildung des Schmelzgewebes handle, welche den durch die Interglobularräume bedingten Konturlinien des Zahnbeines vergleichbar sind, ist eine naheliegende Vorstellung. Die Schichten der successiven Schmelzablagerung entsprechen der Richtung der Retziusschen Streifen, beziehungsweise jener Flächen, deren Durchschnitte die Streifen sind, und A. Retzius, Linderer, Hannover und Koelliker nahmen daher an, dass die Streifen durch die schichtweise Schmelzbildung entstehen, eine Annahme, welche namentlich durch die Untersuchungen von O. Zsigmondy (29) über pathologische Schmelzhypoplasie eine wesentliche Stütze fand. Eine Schwierigkeit bieten aber die an Schliffen regelmässig an den von mir als erster Art bezeichneten Streifen vorkommenden Bruchenden der Prismen. Die Streifen kreuzen die Prismen meist unter Winkeln von 40°—60° und da die Prismen fast quer abgebrochen sind stellen die Bruchenden eine Art Treppe dar, welche die scharfe Grenze des Streifens bildet. Wie sollten diese erklärt werden? Handelt es sich um ein successive sich ändernde Verlaufsrichtung der Prismen, etwa so, dass jedes der im Streifen von der Oberfläche des Schmelzes gegen das Zahnbein sich folgenden Prismen etwas früher aus der Schliffebene hervortritt als das vorhergehende? Wäre dies der Fall, müsste man Richtungsänderungen der Prismen sowohl an Längs- als an Querschliffen in den Streifen nachweisen können, was jedoch nicht gelingt, wobei allerdings nicht in Abrede gestellt werden soll, dass es auch Streifen gibt

in deren Bereiche plötzliche Richtungsänderungen vorkommen. Aber gerade solche Streifen, die meistens als Konturbänder im oberen Teile der Krone vorkommen und die Oberfläche nicht erreichen, bestätigen die Regel, dass die typischen feinen Retziusschen Linien, die Konturstriche, welche zwischen den Schmelzwülstchen (Perikimatien) enden, und nur bei den bleibenden Zähnen vorkommen,[1]) keine Richtungsänderung der Prismen erkennen lassen. Es muss daher die Ursache des treppenartigen Abbrechens der Prismen im Bereiche der Streifen in einer besonderen Brüchigkeit der Prismen an solchen Stellen gesucht werden. Die Untersuchung nicht völlig ausgebildeter, noch im Zahnsäckchen befindlicher, bleibender Zähne des Menschen bestätigt die Richtigkeit dieser Annahme. Man sieht die Retziusschen Linien an solchen Zähnen, an welchen die Prismenstruktur überall scharf hervortritt, bereits als in der Entwicklung etwas weniger fortgeschrittene Stellen. Man kann aber nur ganz ausnahmsweise und an nur sehr kurzen Strecken der Längsschliffe von solchen Zähnen ein Bild sehen, das den Retziusschen Streifen erster Art entspricht wie man sie an Längsschliffen bleibender durchgebrochenen Zähne in Menge sieht. Alle Streifen der noch nicht durchgebrochener Zähne, welche feucht geschliffen und poliert wurden, entsprechen in dem grössten Teile ihres Verlaufes den Streifen zweiter Art und man sucht oft an ganzen Schliffen vergeblich nach einer Spur von Streifen erster Art. Der Umstand aber, dass — wenn auch selten — an einem oder dem anderen Streifen ein kurzes Stück mit Prismenbrüchen sich findet, scheint mir die Richtigkeit der gegebenen Erklärung zu sichern. Es sind eben an noch unfertigen, niemals trocken gewordenen Zähnen die Prismen in den Streifen relativ, gegenüber den normalen Prismen, weniger brüchig, als bei fertigen Zähnen; namentlich wenn letztere vor dem Schleifen ausgetrocknet waren. An den Retziusschen Streifen der noch unfertigen Zähne, an welchen die Prismenstruktur noch überall im Schmelze scharf hervortritt, treten die Streifen bei schwacher Vergrösserung im durchfallenden Lichte

[1]) Rudas wirft die Konturstriche mit den Konturbändern, welch letztere auch bei Milchzähnen vorkommen, zusammen und bezweifelt auf Grund dieses Missverständnisses die unbestreitbare Tatsache, dass die Konturstriche nur bei bleibenden Zähnen vorkommen.

durch geringere Durchsichtigkeit hervor und im auffallenden Lichte durch etwas stärkeres Reflexionsvermögen, in dem sie weisslich erscheinen. Mit stärkeren Vergrösserungen überzeugt man sich, dass diese geringere Durchsichtigkeit von zwei Ursachen abhängt. Erstens von einer relativ dickeren Schicht von Kittsubstanz zwischen den Prismen, zweitens von einer häufig mehr körnigen Beschaffenheit der Prismen selbst — beides Charaktere der Frühstadien der Prismenentwicklung. Dazu kommt die stärkere Färbbarkeit der Prismen in den Streifen gegenüber den angrenzenden Prismenabschnitten, was insbesondere bei Purpurinfärbung deutlich hervortritt und endlich die grosse Neigung der Prismen in den Streifen bei ganz schwacher Säurewirkung querstreifig zu werden. Alle diese Eigenschaften kommen auch dem jugendlichen Schmelze zu. Je weiter die Ausbildung des Zahnes fortschreitet, um so schärfer treten die Streifen, welche häufig auf der geschilderten Ausbildungsstufe noch am fertigen Zahne zu finden sind, hervor; besonders scharf dann, wenn die benachbarten Schmelzlagen in ganz harten, fast homogenen Schmelz sich umwandeln. Dass an trockenen Zähnen die Retziusschen Linien im auffallenden Lichte weiss wie Kreide, im durchfallenden bräunlich bis schwarz sich zeigen, sind Erscheinungen, die sie ebenfalls mit noch unentwickeltem Schmelze teilen, der ja in trockenem Zustande ebenfalls weiss, wie Kreide, erscheint infolge der, hier wie dort, beim Austrocknen zwischen den Prismen in der weichen Kittsubstanz entstehenden, mit Luft sich füllenden Spalten. Die Färbbarkeit teilen die Retziusschen Streifen ebenfalls mit dem embryonalen Schmelze. Preiswerk (20), welcher die Färbung der Retziusschen Streifen mit Jod erkannte, wollte darin einen Beweis sehen, dass die Undurchsichtigkeit beziehungsweise bräunliche Farbe der trockenen Streifen nicht von Luft herrühren. Es färben sich aber die auf embryonaler Stufe stehengebliebenen Prismen und die zwischen denselben befindliche, noch weiche Kittsubstanz, was sehr wohl verträglich ist mit dem Auftreten von Luft an den trockenen Schliffen.

Nicht immer bleiben die Retziusschen Streifen auf der geschilderten Embryonalstufe stehen. Bisweilen kommt es auch in diesen zu einer sehr dichten Verkalkung der Prismen, ja auch teilweise der Kittsubstanz, während ein Teil der Kittsubstanz unverkalkt bleibt, ja vielleicht sich sogar verflüssigt, wodurch

dann die mannigfaltigst gestalteten Hohlräume zwischen den Prismen übrig bleiben (Fig. 14), welche die Streifen ausserordentlich dunkel, auch an feucht aufbewahrten Schliffen erscheinen lassen, da der Brechungsquotient der völlig verkalkten Prismen gegenüber der in den Hohlräumen befindlichen Flüssigkeit, deren Brechungsquotient von jenem des Wassers kaum sehr merklich verschieden sein dürfte, ein sehr hoher ist. Die Prismen sind an solchen Stellen zum Teil sehr dünn geblieben, die Hohlräume zwischen denselben von der mannigfaltigsten Gestalt, teils einfache Spalten, welche einen geringeren oder grösseren Teil der Prismen umgrenzen, teils röhrchenartige Bildungen, teils buchtige, sternartige oder ganz unregelmässige Räume, welche sich zwischen unregelmässig gestaltete, teilweise verschmolzene Prismen einschieben und an den Grenzen der Streifen blind endigen. Interprismatische Kanälchen kommen nun, wie bekannt, auch anderwärts im fertigen Schmelze vor und vor allem findet man in den an das Zahnbein grenzenden, am frühesten erhärtenden Schmelzlagen mehr minder zahlreiche Kanälchen und unregelmässige Lücken, welche zum Teil mit den arrodierten Zahnkanälchen an der Zahnbeinoberfläche zusammenhängen. An Querschliffen ausgebildeter bleibender Zähne sieht man in der Regel eine ziemlich regelmässige Anordnung von Spalträumen, welche an trockenen Schliffen mit Luft sich füllen und, wie bereits Rudas und Douglas E. Caush zeigten, Farbstoffe aufnehmen können. Smreker (24) erhielt nach der Methode von Ruprecht mit Fuchsin-Alkohol intensive Färbungen. Es handelt sich um windschief verbogene, blattartige Prismenlagen, welche meist an den Firsten zwischen den oberflächlichen Gruben des Zahnbeines ihren Ursprung nehmen und nach auswärts gegen die Mitte des Schmelzes sich mehrfach zerteilen und gewöhnlich die Schmelzoberfläche nicht erreichen. Diese Blätter stehen in Abständen von 0.07—0.15 mm, im Mittel etwa 0.01 mm von einander entfernt (Fig. 40). Die Prismen in denselben sind dünn, unvollkommen ausgebildet und zwischen denselben ist reichliche unverkalkte Kittsubstanz, welche Miller (19) und Viggo Andresen (1), jeder unabhängig von dem anderen, bei Versuchen den Schmelz in Säuren zu lösen als unlösliche Schmelzreste darstellen konnten, ohne die Bedeutung des Befundes klar zu stellen. Die unverkalkte Kittsubstanz dieser Schmelzblätter

hängt direkt mit den Zahnkanälchen zusammen; es wurden diese Blätter früher offenbar, so auch von mir selbst (5), für künstliche Sprünge gehalten, was um so leichter geschehen konnte, als an Längsschliffen die Regelmässigkeit der Blätter nicht hervortritt und dieselben als Stücke von Konturbändern sich darstellen können. Es scheint mir ausgeschlossen, alle diese mannigfaltigen Kanälchen- und Hohlraumbildungen im fertigen Schmelzgewebe anders erklären zu können, als durch unverkalkte Reste der ursprünglich überall zwischen den Prismen vorhandenen, weichen Kittsubstanz. Todd-Bowman und Lessing nahmen Kanäle im Schmelze zur Fortleitung von Flüssigkeit aus dem Zahnbeine als konstant an. Koelliker wollte in seiner mikroskopischen Anatomie (1852) nicht so weit gehen, beschreibt aber schon treffend die Schmelzkanälchen: 1. als Fortsetzungen der Zahnkanälchen, teilweise mit 2. Erweiterungen, 3. spaltförmige Lücken in den mittleren und äusseren Teilen die mit den vorigen nicht zusammenhängen; letztere namentlich in den farbigen Streifen d. h. die Retziusschen Linien und die Konturbänder. Er fügt dann noch ausdrücklich bei: „Wo die Schmelzprismen Kanäle zwischen sich haben, ist die Zwischensubstanz nicht zu leugnen“. Es soll hier nicht ausführlich noch einmal auf die Frage der Kittsubstanz oder Grundsubstanz, wie Rudas (22) sie nennen will, eingegangen werden, welche durch Smrekers (23) Silbermethode eine wesentliche Förderung erfuhr und zu ungerechtfertigten Einwendungen von Seite Prof. O. Walkhoffs (25, 26, 27) Anlass gab, welche ich zu widerlegen suchte (10, 11). Ich glaubte nur nochmals betonen zu sollen, dass eine verständliche Darstellung der Schmelzentwicklung ohne die Annahme einer Zwischen- oder Kittsubstanz der Schmelzprismen kaum denkbar ist und dass die von O. Walkhoff behauptete Existenz einer besonderen Kortikalschicht der Prismen ein optisches Trugbild ist.

IV. Doppelbrechung, Untersuchungsmethoden, Entwicklungsstufen des Schmelzes.

Wie bereits einleitend bemerkt wurde, war das Zusammengehen der Umwandlung des jugendlichen, weichen in den harten, fertigen Schmelz mit der Umwandlung der vorübergehenden positiven Doppelbrechung in eine bleibende negative das Haupt-

hilfsmittel, um topographisch die Verteilung von jüngerem und älterem Schmelz an Schliffen durch die ganze Zahnkrone festzustellen. Es war somit ein eingehenderes Studium der Doppelbrechung des Schmelzes geboten. Die noch leicht isolierbaren, bereits stark glänzend und nicht mehr körnig aussehenden, jugendlichen Prismen lassen sich trocken auf ihre Doppelbrechung als völlig isolierte Prismen untersuchen. Ihre Doppelbrechung ist auffallend stark; schon ein einzelnes Prisma erscheint in diagonaler Stellung hell im dunklen Gesichtsfeld bei gekreuzten Nicols und erhöht die Farbe über einer Gypsplatte Roth I. O. bis Indigblau in Additionsstellung (Fig. 34,c) und erniedrigt dieselbe auf Gelb in der Subtraktionsstellung (Fig. 34d). Bei stärkeren Vergrösserungen macht man die wichtige Beobachtung, dass häufig einzelne, namentlich geflügelte Prismen bei keiner Stellung vollständig neutral sind, sondern in der Stellung, in welcher das Prisma die Farbe des Gypsgrundes möglichst unverändert wiedergibt, immer noch einzelne Flecken oder die ganzen Flügel die Farbe erhöhen oder vermindern (Fig. 34a und b). Die Beobachtung ist deshalb von Wichtigkeit, weil sie zeigt, dass die Schmelzprismen auf keinen Fall die Struktur eines einheitlichen Krystalles haben. Eine zweite bemerkenswerte Tatsache ist die, dass sehr häufig die optische Achse der Prismen nicht mit der morphologischen Achse derselben zusammenfällt. Ich wurde auf diese Tatsache zuerst an radiären Längsschliffen von fertigen Zähnen aufmerksam, an welchen die Grenzlinien der, der freien Zahnoberfläche zugewendeten Prismen, die unter sich ziemlich genau parallel sind, fast niemals mit dem im Analysatorocular die Richtung der Polarisationsebene markierenden Faden zusammenfielen, wenn die Prismen die Farbe des Gypsgrundes möglichst genau wiedergaben. Ich dachte zuerst an eine Täuschung durch in der Tiefe des Schliffes in anderer Richtung laufende Prismen, bis ich die Erscheinung auch an einzelnen, jugendlichen Prismen beobachten konnte. An einzelnen fertigen Schmelzprismen lässt sich diese Tatsache nicht feststellen, da die negative Doppelbrechung derselben viel schwächer ist, als die positive jugendlicher Prismen und infolgedessen die Bestimmung der neutralen Richtung an einzelnen Prismen sehr ungenau wird. Ich suchte an einzelnen jugendlichen Prismen den Winkel, welchen die optische Achse mit der Prismenachse bildet, zu be-

stimmen was nur mit einer Unsicherheit von 4°—6° möglich ist und fand, dass der Winkel 5°—18° ja 20° und darüber und zwar sowohl an Milch- als Ersatzzähnen betragen kann. Zu weiteren Untersuchungen benützte ich dann Schliffe fertiger Zähne um den Winkel zwischen Prismenrichtung und Richtung der optischen Achse zu bestimmen. An Querschliffen der Zähne bemerkte ich keine merkliche Abweichung, wohl aber an den radiären Längsschliffen. Daraus folgt, dass die optische Achse mit der Längsachse der Prismen einen Winkel bildet, dessen Schenkel annähernd in einer Ebene liegen, welche durch die Zahnachse geht. Entsprechend diesen Befunden an isolierten Prismen und an Längsschliffen ergab sich auch, dass reine Querschliffe von Prismen nicht immer bei jeder Stellung die Farbe des Gypsgrundes wiedergeben. Als Kriterium des reinen Querschliffes diente ausgiebige Verschiebung der Mikrometerschraube. Schiefschnitte zeigen dann eine deutliche Verschiebung der Prismendurchschnitte, während an reinen Querschnitten eine solche nicht eintritt. Die Untersuchung der radiären Längsschliffe ergab, dass im oberen Teile der Zahnkrone die Richtung der Prismen, von der Zahnbeinseite gegen die Schmelzoberfläche, kronenwärts stärker geneigt ist, als die Richtung der optischen Achse; doch nimmt der Winkel, welchen die beiden Richtungen bilden, vom oberen Teile der Krone, wo er mehr als 20° betragen kann, bis zum Schmelzrande am Zahnhalse auf 6—7° ab und kann auch stellenweise, namentlich an der Lingualseite der Zähne, 0° werden. Die optische Achse in Bezug auf ihre Richtung zur Oberfläche des Schmelzes zeigt im ganzen eine derartige Richtungsänderung, dass sie im oberen Teile des Schmelzes eine geringe Neigung gegen die Kronenspitzen zeigt, dann gegen den Zahnhals allmählich sich senkrecht zur Schmelzoberfläche stellt und am Schmelzrande des Zahnhalses schliesslich etwas wurzelwärts geneigt ist.

Die positive Doppelbrechung jugendlicher Schmelzprismen ist ausser an den trockenen Prismen auch an solchen, die in Wasser oder Alkohol untersucht werden, deutlich wahrnehmbar; doch ist sie schon in diesen Flüssigkeiten etwas schwächer als an dem trocknen Präparate. Die meisten anderen Flüssigkeiten beeinflussen aber die Doppelbrechung in höherem Grade. Terpentinöl, Benzin und Paraffinöl schwächen die positive Doppelbrechung sehr merklich, konzentriertes Glyzerin drückt dieselbe

fast auf 0° herab und bewirkt bisweilen bereits schwach negative Doppelbrechung, ähnlich wirken Origanumöl, Xylol und Monobromnaphthalin, etwas stärker Anisöl und Schwefelkohlenstoff. Dagegen rufen Zimmtöl, Cassiaöl, Nelkenöl, Salizylaldehyd und Anilinöl sehr deutliche negative Doppelbrechung hervor, die jedoch viel schwächer ist, als die ursprüngliche positive. Wäscht man die genannten Flüssigkeiten mit Alkohol wieder aus, so zeigt der Schmelz genau dasselbe Maß von positiver Doppelbrechung wie vorher. Daraus folgt wohl notwendig der Schluss, dass die in so augenfälliger Weise das optische Verhalten des jugendlichen Schmelzes beeinflussenden Flüssigkeiten keine bleibende Strukturveränderung in demselben bewirken. Man muss annehmen, dass gerade so, wie die Farbstoffe, auch die genannten Flüssigkeiten in die anscheinend schon homogen erscheinenden Prismen einzudringen vermögen, aber in der fein porösen Masse der Prismen Spannungen erzeugen, welche die totale Umkehr der Doppelbrechung veranlassen. Ich machte die Beobachtung zuerst mit Zimmtöl, das ich versuchte, um den Brechungsquotienten der jugendlichen Schmelzprismen zu bestimmen. Ich fand, dass der Brechungsquotient der ordentlichen Welle für die Linie D in den Schmelzprismen von dem Schneidezahn eines neugeborenen Kindes mit jenem von Zimmtöl, dessen Brechungsquotient für die Linie D gleich 1.5889 war, übereinstimmte, dass aber nun die ordentliche Welle die stärker brechbare geworden, während sie im trocknen Prisma die schwächer brechbare war. Der Befund der Umkehr der Doppelbrechung wurde von mir bereits früher an anderen imbibirbaren Gewebeelementen, ebenfalls zufällig, gemacht. In einer im Jahre 1894 veröffentlichten Abhandlung (7) hatte ich bereits nachgewiesen, dass leimgebende Gewebe, sowie Chitin und Spongin durch Zusatz phenolartiger Verbindungen, besonders von Phenolaldehyden, zu welchen das Zimmtöl gehört, eine totale Umkehrung der Doppelbrechung erleiden, welche — nach Ausschluss anderer Möglichkeiten — nur durch veränderte Spannungen im Innern der Gewebeelemente begreiflich wird. Diese Spannungsänderung hat aber die Imbibirbarkeit oder Durchdringbarkeit der Substanz durch die wirkende Flüssigkeit zur notwendigen Voraussetzung. Es schien mir also die leichte Beeinflussbarkeit der Doppelbrechung der jugendlichen Schmelzprismen ein schlagender Beweis für die Richtigkeit der Annahme, dass bei der

Ausbildung der Prismen nicht bloss eine Verdickung derselben durch Auflagerung, sondern eine fortschreitende Verdichtung durch Neueinlagerung von Kalksalzen zwischen die kleinsten Massenteilchen stattfinde. In Übereinstimmung damit steht auch der Befund, dass der Brechungsquotient der ordentlichen Lichtwelle mit zunehmender Ausbildung der Prismen beträchtlich, von 1.5889 auf 1.6277 zunimmt. Dass schliesslich die Schmelzprismen einen Grad von dichter Aneinanderlagerung der kleinsten Massenteilchen erlangen, welche ein Eindringen von Flüssigkeit ausschliesst, muss aus der Tatsache geschlossen werden, dass die Doppelbrechung der fertigen Schmelzprismen durch Flüssigkeiten nicht mehr beeinflussbar ist — ätzende Flüssigkeiten selbstverständlich ausgeschlossen — und damit steht in Übereinstimmung, dass fertige, vollständig verkalkte Schmelzprismen mit Farbstoffen nicht mehr färbbar sind. Der Umstand, dass die optische Achse keineswegs immer genau mit der Längsrichtung der Prismen zusammenfällt, ferner der verwickelte Verlauf der Schmelzprismen, wie er insbesondere im oberen Teile der Krone und in den Schregerschen Faserstreifen zutage tritt, machen es nun einigermaßen schwierig, den Charakter der Doppelbrechung an Schliffen richtig zu beurteilen. Es ist von vornherein nicht daran zu denken, eine genaue Topographie der Verteilung des weichen und harten Schmelzes und der Übergangsstellen mit Hilfe der Untersuchung der Polarisationserscheinungen festzustellen. Immerhin ist es in der Regel möglich an radialen Längsschliffen von Zähnen für die der Oberfläche nächst liegenden und für die dem Zahnbeine angrenzenden Schmelzschichten den Charakter der Doppelbrechung mit ziemlicher Sicherheit zu bestimmen, da in diesem Bereiche die Prismen auf grössere Strecken einen fast parallelen Verlauf zeigen. Natürlich ist es nicht möglich das Verhalten der einzelnen Prismen sicher zu beurteilen, aber man gewinnt im grossen und ganzen eine Übersicht, wie die Ausbildung des Schmelzes fortschreitet.

Der Charakter der Doppelbrechung, d. h. ob positiv oder negativ, lässt sich an radialen Längsschliffen — den obersten Teil der Krone ausgenommen — fast immer sicher beurteilen, da in der Ebene des Schliffes nur selten Kreuzungen von Prismen vorkommen. Anders steht es mit der Beurteilung des Maßes der Doppelbrechung, für welches bei gleicher Dicke des Schliffes

die Höhe der Interferenzfarbe nur dann entscheidend wäre, wenn alle Prismen parallel der Schliffebene oder in gleicher Neigung zu derselben verlaufen würden, was insbesondere im Bereiche des mittleren Teiles der Schmelzdicke nicht der Fall ist, wo Prismen in allen Richtungen vom reinen Querschnitte bis zum reinen Längsschnitte in den Diazonien und Parazonien durchschnitten sind. Die Untersuchung der Schliffe wurde in Wasser vorgenommen, da unter den aufhellenden Flüssigkeiten, die ja zur Untersuchung der Doppelbrechung sonst vorteilhafter wären, keine gefunden wurde, welche die positive Doppelbrechung des jungen Schmelzes nicht wesentlich schwächen würde. Trocken kann man die Schliffe nicht untersuchen, da der junge Schmelz durch Eindringen von Luft zwischen die Prismen ganz undurchsichtig wird. Bei der Untersuchung wurde nun in folgender Weise verfahren. Auf den drehbaren Tisch eines grossen älteren Zeissschen Mikroskopes, das mit den von mir beschriebenen Einrichtungen zur Untersuchung der Doppelbrechung (6) versehen war, kam der Schliff zwischen gekreuzten Nicols. Die Einrichtung ist deshalb sehr bequem, weil ohne weiteres die Zentrierung des Schliffes während der Azimutaldrehungen gegeben ist; sie hat jedoch den Nachteil, dass man nur Objektive benützen kann, die nicht merklich doppelbrechend sind, was häufig nicht der Fall ist. Über den Polarisator war eine Gypsplatte Roth I. O. so eingelegt, dass deren Additionsrichtung, d. h. diejenige Richtung, zu welcher positiv doppelbrechende Fasern (Bindegewebsfasern, Muskelfasern etc.) mit ihrer Längsrichtung, welche zugleich die Richtung ihrer optischen Achse ist, parallel gestellt werden müssen, um die Farbe des Gypsgrundes in steigendem Sinne über Violett nach Blau usw. zu verändern, stets von links hinten nach rechts vorne vom Beschauer verlief, während die Polarisationsebene des Analysators gerade von hinten nach vorne gerichtet war. Es wurde nun mit einer mässigen Vergrösserung, welche noch die Konturen der Prismen deutlich erkennen liess, eine Stelle des Schmelzes eingestellt und zunächst durch Drehung des Tisches die neutrale Stellung aufgesucht, in welcher die Farbe des Gypsgrundes möglichst rein zu sehen war. Von dieser Stellung ausgehend wurden nun die Prismenlängsschliffe in die Additionsrichtung und in die zu derselben senkrechte Subtraktionsrichtung gebracht und nach der Farbenänderung der Charakter

der Doppelbrechung bestimmt. Stieg die Farbe bei Parallelstellung der Prismen zur Additionsrichtung und sank sie bei dazu senkrechter Stellung, so lag positiver, trat umgekehrt bei Parallelstellung der Prismenrichtung zur Additionsrichtung ein Sinken und bei dazu senkrechter Stellung ein Steigen der Farbe ein, so lag negativer Schmelz vor. Trat trotzdem, dass Längsschnitte von Prismen vorlagen, keine Änderung der Farbe des Gypsgrundes ein, so lag neutraler, nicht doppelbrechender Schmelz vor, wie er an den Übergangsstrecken von positivem zu negativem Schmelz immer, aber auch bei ganz jungen Prismen, bevor sie positiv doppelbrechend werden, sich findet. So wurde der ganze Schmelz jedes Zahnschliffes von Stelle zu Stelle untersucht und der Befund skizziert. Wollte man alle Einzelbefunde naturgetreu abbilden, so würde eine Unzahl von Abbildungen für jeden Zahnschliff notwendig sein. Ich suchte daher die Summe der Einzelbefunde in einem Bilde zusammen zu fassen, indem ich die positiven Schmelzbezirke mit blauer, die negativen mit gelber und die neutralen mit roter Farbe hervorhob. Das wäre also in etwas schematisierter Form die Darstellung der Befunde, welche sich bei Parallelstellung der Schmelsprismen zur Additionsrichtung ergaben. Die Schematisierung bezieht sich nur auf die Art der Darstellung der Polarisationsfarben; die topographische Verteilung des positiven und negativen Schmelzes ist aber möglichst genau nach den Präparaten wiedergegeben. Es sind daher auch in den in ihren Umrissen mit dem Zeichenapparate wiedergegebenen Schliffen die durch Aussplittern verloren gegangenen Schmelzteile weggelassen. Solche Schmelzverluste traten bei dem Bestreben möglichst dünne Schliffe herzustellen — denn nur an solchen ist eine gute Beobachtung möglich — leider öfter ein, besonders dort, wo harte Schmelzbezirke an jungen Schmelzgrenzen, welch letzterer wegen des geringen Zusammenhaltes der Prismen sich nur schlecht schleifen und nur unvollkommen polieren lässt.

Erst im Laufe der Untersuchungen stellte sich heraus, dass die Erythrolaccinfärbung, wie sie durch die Einbettung mit ungebleichtem Schellack sich einstellte, sowie die Purpurin- und Methylblaufärbung sich einigermaßen deckten mit den Polarisationsbefunden, insoferne der positiv doppelbrechend befundene Schmelz gefärbt, der völlig harte negative aber stets ungefärbt erschien.

Eine vollständige Übereinstimmung war jedoch nicht vorhanden, indem auch Schmelz, der bereits negativ doppelbrechend geworden war, sich noch färbt. So war es durch die Färbung bisweilen möglich weichen Schmelz an Stellen nachzuweisen, wo bereits negative Doppelbrechung sich eingestellt hatte oder wo wegen ungünstiger Schliffrichtung, die Untersuchung mit dem polarisierenden Mikroskope erfolglos war. Ich verweise in dieser Beziehung insbesondere auf die Figuren 31, 32 und 37, 38 von welchen Fig. 31 u. 37 das Polarisationsbild, die Fig. 32 u. 38 dieselben Schliffe mit Erythrolaccinfärbung darstellen.

Untersucht man noch im Zahnsäckchen befindliche Zähne, an welchen bereits alle Stadien der Schmelzentwicklung sich finden, an Schliffen, so ergibt sich über das Aussehen der verschiedenen Entwicklungsstufen des Schmelzgewebes bei Untersuchung in Wasser oder verdünntem Glyzerin folgendes.

Die jüngsten Prismenbildungen, die man als primären Schmelz bezeichnen kann, erscheinen ziemlich undurchsichtig, dabei — bei schwacher Vergrösserung — mit nicht deutlich gesonderten Prismen, in dem diese und die Kittsubstanz fast von demselben Lichtbrechungsvermögen sind. Sie sind noch nicht merklich doppelbrechend, stark färbbar und von deutlich globulitischer Struktur. Dieser primäre Schmelz geht nach einwärts in jungen Schmelz über. Er erscheint etwas durchsichtiger als der primäre mit deutlich gesonderten Prismen, die merklich stärker lichtbrechend sind, als die Kittsubstanz. Der junge Schmelz erscheint bräunlich im durchfallenden Lichte, was jedoch nicht von einem Farbstoffe, sondern von dem grossen Unterschiede der Brechungsquotienten der verkalkten Teile und der die Zwischenräume erfüllenden Flüssigkeit herrührt. Die Prismen sind oft varikös querstreifig. Der junge Schmelz ist stark positiv doppelbrechend und ebenfalls gut färbbar. An den jungen Schmelz schliesst sich der Übergangsschmelz. Die Prismen sind noch scharf gesondert, aber am Schliffe durchsichtiger, im durchfallenden Lichte von heller gelb-bräunlicher Farbe, als im jungen Schmelze. Der Übergangsschmelz umfasst teils neutralen, teils bereits deutlich negativ doppelbrechenden Schmelz. Die Färbbarkeit ist gering. Dem Übergangsschmelz schliesst sich dann zu innerst gegen das Zahnbein der fertige harte Schmelz an. Dieser erscheint im durchfallenden Lichte farblos, wasserhell,

homogen mit oft nur undeutlich wahrnehmbaren Prismengrenzen, namentlich an nicht tadellos polierten Stellen, und ist nicht mehr färbbar. Im harten Schmelze treten die mannigfaltig gestalteten Schmelzkanälchen, die in den jüngeren Schmelzentwicklungsstadien nur schwer wahrnehmbar sind, am schärfsten als Lücken hervor (Fig. 17). Trocken untersuchte Schliffe zeigen nur den fertigen harten Schmelz im durchfallenden Lichte hell, während der junge und der Übergangsschmelz an nicht ganz dünnen Schliffen schwarz, beziehungsweise undurchsichtig, erscheinen. Es beruht dies wesentlich auf dem Eindringen von Luft zwischen die Prismen.

V. Befunde an Milchzähnen und bleibenden Zähnen vom Menschen.

Das Vorschreiten der Schmelzerhärtung lässt sich, wie bereits erwähnt, an den Milchschneidezähnen des Menschen in der relativ regelmässigsten Weise verfolgen, weil hier häufig die Bildung von Konturbändern ganz unterbleibt. Ich verweise zunächst auf Fig. 18, welche den sagittalen Längsschliff eines medialen unteren Schneidezahnes vom Neugeborenen darstellt. Die Schneide der Krone besteht bereits grösstenteils aus negativem Schmelze; nur an der Oberfläche der Schneide sind die Prismen fast gar nicht doppelbrechend. Der negative Schmelz zieht, wurzelwärts in schräger Linie sich allmählich verdünnend, gegen das Zahnbein und überdeckt dasselbe noch mit einer ganz dünnen Lage bis etwa zur Mitte der Zahnanlage; etwas weiter herab an der lingualen, als an der labialen Seite. Der noch deutlich positive Schmelz beginnt unter der Schneide; labial etwas höher, als lingual und zieht dann, sich verdickend, wurzelwärts und nimmt im unteren Drittel der Zahnanlage die ganze Schmelzdicke ein. Zwischen die positive und negative Schmelzlage schiebt sich ein allmählich schmäler werdendes Band von neutralem Schmelze, das, nachdem der negative Schmelz wurzelwärts verschwunden ist, noch eine Strecke weit das Zahnbein direkt bedeckt um endlich ebenfalls positivem, jungem Schmelze Platz zu machen. Auch diese neutrale Schmelzlage reicht lingual viel weiter wurzelwärts, als labial. Untersucht man den Schliff im gewöhnlichen Lichte, so zeigt derselbe noch überall scharf gesonderte Prismen auch im Bereiche des negativen Schmelzes der Schneide und nur dicht am Zahnbeine fällt ein schmales,

wurzelwärts sich verlierendes Schmelzband auf, das viel durchsichtiger und heller erscheint, als der übrige, im ganzen bei durchfallendem Lichte hell-bräunliche Schmelz. Die Grenze zwischen positivem und negativem Schmelze, welche, wie die Abbildung ergibt, in ihrem Verlaufe einem Konturbande gleicht, ist im gemeinen Lichte nicht zu erkennen, auch nicht nach Färbung, durch welche eine ziemlich gleichmäßige Tinktion des ganzen Schmelzes erzielt wird. Bei der Untersuchung mit dem Messer auf die Härte, erwies sich der Schmelz dieses Zahnes noch überall schneidbar; nur an der Schneide der Krone zeigte sich eine grössere Resistenz. Beim Trocknen wurde der Schmelz kreidig weiss und von zahllosen Spalträumen durchsetzt.

Von älteren Milchschneidezähnen mit beginnender Wurzelbildung vor dem Durchbruche hatte ich nur trockene ausgezogene Zähne zur Verfügung. Das Polarisationsbild eines solchen gibt Fig. 19. Man sieht an demselben den negativen Schmelz bereits den grössten Teil der Zahnkrone einnehmen; nur an der Oberfläche findet sich eine dünne Schicht positiven Schmelzes, welche erst gegen den Zahnhals merklich dicker (30 μ) wird und nur knapp am Schmelzrande noch die ganze Schmelzdicke einnimmt. Die positive Oberflächenschicht beginnt lingual 2.5 mm, labial 1.3 mm unter der Kronenschneide. Auch hier schiebt sich überall zwischen positiven und negativen Schmelz eine neutrale Zone, welche am Zahnhalse am dicksten ist. Im gemeinen Lichte untersucht, zeigt dieser Zahn bereits in großer Ausdehnung völlig harten unfärbbaren Schmelz mit hellen, durchsichtigen, oft wenig scharf gesonderten Prismen. Nur an der Oberfläche sieht man durchaus scharfe Prismenstruktur; besonders dort, wo positiver und neutraler Schmelz vorhanden ist und letzterer in negativen übergeht. Es finden sich aber auch mehr minder ausgedehnte Stellen mitten im wasserhellen, negativen Schmelze, welche noch mehr den Charakter jungen Schmelzes besitzen und von gelblich bis bräunlicher Farbe in der hellen Umgebung erscheinen. Diese Stellen sind wohl dadurch entstanden, dass die völlige Erhärtung vom Zahnbeine her nicht gleichmässig fortgeschritten ist, sondern mit Überspringung einzelner Partien früher in der Oberfläche näher gelegenen Schichten eintrat. An einigen Stellen erscheinen diese Partien in Form schräg, wurzelwärts gegen das Zahnbein ziehender Streifen und stellen daher

Stücke von Konturbändern dar, von welchen an den Zähnen der Neugeborenen nichts zu sehen ist. Mit dem Messer untersucht, erwies sich der grösste Teil der Zahnkrone bereits so hart, dass nur die Oberfläche leicht geritzt wurde, während ein Eindringen mit der Messerspitze in die Tiefe nicht mehr möglich war. Nur am Zahnhalse liess sich der Schmelz noch leicht schneiden und trocken zeigte sich hier der Schmelz kreidig weiss; im übrigen Teil der Krone aber schon an der Oberfläche glänzend und von gelblich durchscheinendem Ansehen.

Vergleicht man mit dem geschilderten Stadium einen völlig ausgebildeten, bereits durchgebrochenen Milchschneidezahn (Fig. 22), so unterscheidet sich derselbe wesentlich nur dadurch, dass der positive Schmelz nun gänzlich geschwunden und an der Oberfläche überall heller, oft fast homogener Schmelz getreten ist. Unvollständig verkalkte Stellen und Andeutungen von Konturbändern finden sich auch hier, wie auf der vorhergehenden Entwicklungsstufe. Da und dort findet man in völlig ausgebildeten Milchschneidezähnen scharf begrenzte, oft durch die ganze Schmelzdicke ziehende Konturbänder, welche durch schmälere bräunlich erscheinende Prismen und breitere Kittsubstanz, mitunter auch durch zahlreiche unregelmässige Spalträume (s. S. 34), charakterisiert sind. Doch sind solche Streifen selten und in der Regel findet man nur unterbrochene, breite verwaschene Konturbänder, oder mehr unregelmässig gestaltete bräunliche Stellen im Schmelze, welche durch geringere Durchsichtigkeit der Prismen und schärfer markierte, spaltartige Prismengrenzen als nicht völlig ausgebildetes Schmelzgewebe sich charakterisieren.

Die Milcheckzähne des Neugeborenen zeigen noch überall positiven Schmelz mit Ausnahme einer dünnen Lage dicht am Zahnbeine, die von der Kronenspitze an der lingualen Seite weit gegen den Schmelzrand hinzieht, an der labialen Seite dagegen nur etwa das oberste Drittel der Zahnanlage einnimmt (Fig. 23). Auch an den Milcheckzähnen ist in diesen frühen Stadien von Konturbändern nichts zu sehen, an älteren Stadien, an welchen bereits die Erhärtung des Schmelzes eintritt, treten sie dagegen häufiger auf, als an den Schneidezähnen (vergl. Fig. 20).

An den noch nicht durchgebrochenen Milcheckzähnen eines 20 Monate alten Kindes fand sich überall negativer Schmelz mit Ausnahme einer positiven Oberflächenschicht in der Gegend des

Zahnhalses an der labialen Seite. Der Schmelz erschien grösstenteils hell und durchsichtig, mit Ausnahme der positiven Partien und den an dieselben angrenzenden, negativen, wo noch bräunlicher, in Purpurin färbbarer Schmelz sich fand. Die Konturbänder zeigten zum Teil dasselbe Verhalten; es waren aber in den Eckzähnen dieses Kindes auch einzelne auffallend dunkle Konturbänder mit massenhaften unregelmässigen Schmelzkanälchen (siehe oben S. 34).

Die Milchmahlzähne des Neugeborenen zeigten noch überall positiven Schmelz, nur beim ersten fand sich unter den Höckern dicht am Zahnbeine eine dünne negative Schmelzlage. An dem noch nicht durchgebrochenen zweiten Milchmahlzahn eines 20 Monate alten Kindes fanden sich noch positive Schmelzbezirke am Zahnhalse an der Oberfläche in einer dünnen Lage, die sich gegen die Kronenhöcker allmählich verlor. Ausserdem fanden sich im Bereiche der ziemlich zahlreichen Konturstreifen mehrere Stellen, welche noch als deutlich positiv, oder fast neutral sich erwiesen, sowohl am Seitenabhange, als im Bereiche der Höcker und Gruben der Krone (Fig. 21). Bei der Untersuchung im gewöhnlichen Lichte zeigte sich an der Spitze der Höcker und an einem grossen Teil der übrigen Oberfläche harter, fast homogener Schmelz und ebenso in einer Lage dicht am Zahnbein. Dagegen war die mittlere Schmelzlage, mit Ausnahme der Höcker, fast überall aus noch jungem, mehr gelbbräunlichem Schmelze, mit scharf begrenzten Prismen, gebildet, welcher gegen den Zahnhals und teilweise auch in den Gruben zwischen den Höckern die ganze Schmelzdicke einnahm.

Der eben im Durchbruche befindliche erste Milchmahlzahn desselben Kindes zeigte etwas weiter geschrittene Ausbildung. Positiver Schmelz war hier nirgends mehr zu finden und der Schmelz selbst am Rande gegen den Zahnhals, zum teil aus ganz hellem, durchsichtigem, hartem Schmelz gebildet. Wohl aber zeigten sich in der Krone ziemlich zahlreiche, zum teil sehr dunkle Konturbänder mit reichlichen Hohlraumbildungen, welche sich auch in Purpurin färbten und inselartige Stellen mit noch scharf getrennten Prismen, die ebenfalls noch färbbar waren (Fig. 28).

Einen sonderbaren Befund, den ich nur in diesem Falle feststellen konnte, ergab ein eben im Durchbruche befindlicher zweiter Milchmahlzahn von einem zweijährigen Kinde, welcher

bereits überall negative Doppelbrechung ergab, die jedoch an der Oberfläche schwächer zu sein schien, als in der Tiefe. Das sonderbare an diesem Zahne war, dass in demselben Konturbänder sich befanden, deren Doppelbrechung anscheinend stärker war, als jene der Umgebung. Doch ist, wie bereits bemerkt wurde, ein Urteil über das Maß der Doppelbrechung stets unsicher, da man wohl die Azimutrichtung der Prismen, nicht aber ihre Neigung gegen die Schliffebene, von welcher die Höhe der Farbe abhängt, deutlich erkennen kann.

Die Entwicklungsvorgänge an den Mahlzähnen zeigen weniger einfache Verhältnisse, als jene an den Schneidezähnen des Milchgebisses; doch lässt sich auch hier im grossen und ganzen das Gesetz erkennen, dass die zuerst gebildeten Schmelzteile auch zuerst erhärten. Doch erleidet dieses Gesetz, besonders in den mittleren Teilen der Schmelzdicke und im Bereiche der Konturbänder mannigfaltige Störungen, die an den Schneidezähnen relativ geringer sind.

Etwas verwickelter, als an den Milchschneidezähnen gestaltet sich die allmähliche Erhärtung des Schmelzes an den bleibenden Schneidezähnen. Zwar waltet auch hier im wesentlichen das für die Milchschneidezähne geltende Gesetz, dass die Erhärtung von den ältesten Ablagerungen von Prismensubstanz zu den jüngsten fortschreitet, aber die zahlreichen, feinen Retziusschen Linien, die je näher dem Zahnhalse und je näher der definitiven Oberfläche umso dichter gedrängt auftreten, bedingen ein von jenem der Milchzähne deutlich verschiedenes Bild. Das jüngste untersuchte Stadium sind drei Schneidezähne von einem 20 Monate alten Kinde (Alkoholpräparat), welche im wesentlichen alle denselben Befund gaben. An der Oberfläche des sagittalen Längsschliffes (Fig. 25) fand sich überall eine sehr dünne Lage optisch neutralen Schmelzes, welche aus dunkeln, deutlich körnigen, also primären Schmelzprismen bestand. Diese neutrale Lage, welche sehr stark färbbar ist, darf nicht verwechselt werden mit jenen neutralen Prismen, welche am Übergange von positivem in negativen Schmelz gefunden werden; sie stellt vielmehr ein frühestes Entwicklungsstadium dar, wie es zunächst aus den Schmelzzellen, beziehungsweise deren Tomesschen Fortsätzen hervorgeht und erst zur Bildung eines positiven Schmelzprismas führt. An der Schneide

ist unter dieser Lage eine dünne positive Schicht, die sofort in negativen Schmelz übergeht, welcher den grössten Teil der Schneide bildet. Der negative Schmelz — wieder, wie bei den Milchzähnen — an der lingualen Seite etwas weiter herabreichend, als an der labialen, verdünnt sich wurzelwärts mehr und mehr und bildet zuletzt nur noch eine dünne Lage hart am Zahnbeine. Im Bereiche des negativen Kronenteiles unter der Schneide, finden sich zwei bogige Konturstreifen, welche fast neutral im negativen Schmelz hervortreten und nach abwärts bis hart an das Zahnbein verfolgbar sind. Diese neutralen Streifen sind wohl als Übergangsschmelz, von positiven in negativen, aufzufassen. Der grösste Teil des Schmelzes unterhalb der Schneide ist positiv doppelbrechend. Doch sind in diesem positiven Schmelze bereits ziemlich zahlreiche Retziussche Linien zu sehen, welche schwächer positiv oder fast neutral erscheinen, was wohl nur so gedeutet werden kann, dass geradeso, wie an der Oberfläche, im Bereiche dieser Streifen die Prismen noch nicht das volle Maß der positiven Doppelbrechung erreicht haben, während die neutrale Zone, welche auch hier wieder zwischen positiven und negativen Schmelz sich einschiebt, als Übergangszone des positiven, weichen in den härteren, negativen Schmelz aufzufassen ist. — In gewöhnlichem Lichte stellte sich der negative Schmelz dicht am Zahnbeine als stark lichtbrechender, wasserheller, harter Schmelz dar (Fig. 24); der negative Schmelz an der Schneide war noch Übergangsschmelz, hell-gelb-bräunlich, mit scharf gezeichneten Prismenkonturen. Die Konturbänder traten deutlich als dunklere Streifen im negativen Schmelze hervor. Die Grenze zwischen positivem und negativem Schmelze tritt im gemeinen Lichte nirgends deutlich hervor, doch ist der junge, positive Schmelz im Ganzen dunkler und die Konturstriche in demselben kaum wahrnehmbar durch die etwas schmäleren Prismen mit reichlicherer Kittsubstanz, welche die Streifen noch etwas undurchsichtiger als die Umgebung erscheinen lässt. Nach versuchter Eosinfärbung, welche jedoch nur eine schwache Wirkung hervorbrachte, zeigte ein grosser Teil des jungen Schmelzes, besonders aber die Retziusschen Linien, deutlich quergestreifte Prismen (Ätzstreifen).

Von älteren, bleibenden Schneidezähnen wurden solche eines fünfjährigen und eines sechsjährigen Knaben untersucht. Der

mediale, rechte untere Schneidezahn des Fünfjährigen (Fig 27) zeigte im oberen Teile der Krone durchaus negativen Schmelz; nur im unteren Teile derselben ist eine positive Oberflächenschicht vorhanden, welche jedoch die Dicke von 50 μ kaum überschreitet, den untersten Schmelzrand nicht ausgenommen. Labial reicht wieder die postitive Lage viel weiter kronenwärts, als lingual. Die Retziusschen Streifen erscheinen deutlich schwächer doppelbrechend im negativen Schmelze; zwischen den in der Tiefe vorhandenen Konturbändern finden sich, stellenweise, auffallend stark negativ doppelbrechende Schmelzbänder, die im gewöhnlichen Lichte bereits alle Charaktere harten Schmelzes zeigen, der überhaupt im oberen Teil der Krone vorherrscht — die Oberfläche ausgenommen, die überall scharfe Prismenzeichnung zeigt. — Gegen den Zahnhals wird die Prismenstruktur überall deutlich, der Schmelz mehr gelb-braun, besonders im positiven Anteil und nur dicht am Zahnbein hell und durchsichtig. Wo Retziussche Streifen im harten Schmelze verlaufen, erkennt man im durchfallenden Lichte gut, dass sie im ganzen schwächer lichtbrechend sind, als die Umgebung. Zwei andere Schneidezähne von demselben Kinde gaben ähnliche Befunde, wie die eben geschilderten.

Der Ersatzeckzahn vom fünfjährigen Kinde zeigt ähnliche Verhältnisse wie die Schneidezähne (Fig. 29), doch nimmt der positive Schmelz im ganzen mehr Raum ein, als bei letzteren, was mit Rücksicht auf den späten Durchbruch der Eckzähne begreiflich ist. Die positive Oberflächenschicht reicht labial bis an die Kronenspitze, lingual bis fast 1 mm unter dieselbe. Gegen den Schmelzrand nimmt der positive Anteil fast die ganze Schmelzdicke ein mit Ausnahme einer dünnen Lage dicht am Zahnbeine. Die zahlreichen Retziusschen Linien im Bereiche des negativen Schmelzes sind schwächer doppelbrechend, als die Umgebung und am Übergange des positiven in den negativen Schmelz, sieht man den positiven Schmelz in den Linien weiter in die Tiefe dringen, als zwischen denselben. Durch Erythrolaccinfärbung erscheinen die positiven Schmelzbezirke am meisten gefärbt, insbesondere an der Oberfläche; die Färbung findet sich auch an bereits negativem Übergangsschmelze; doch zeigen alle gefärbten Teile im gemeinen Lichte sehr scharfe Prismenstruktur und weniger durchsichtige Prismen, während der, die Hauptmasse

der Krone bildende, harte Schmelz mit undeutlichen Prismengrenzen, völlig farblos ist. — Ein zweiter Schliff von einem Eckzahne desselben Kindes zeigte nichts wesentlich abweichendes; doch war an diesem der im abgebildeten, vorbesprochenen Eckzahne ausgesplitterte Schmelzrand besser erhalten und zeigte labial eine stärkere Verdickung der positiven Schmelzlage gegen den Schmelzrand, als sie an der lingualen Seite zu finden war.

Der Schliff vom bleibenden Eckzahne eines sechsjährigen Knaben[1]), den ich Herrn Dr. O. Zsigmondy verdanke, zeigte etwas andere Verhältnisse (Fig. 26). Die negative Doppelbrechung war auch hier bereits am grössten Teile der Zahnkrone vorhanden. Vom Schmelzrande geht aber, etwa 1,5 mm nach aufwärts, eine positive bis 0,37 mm dicke Schmelzschicht, welche nur von einer ganz dünnen, negativen Schicht, dicht am Zahnbein, unterlagert ist. Weiter hinauf reicht dann nur mehr eine 15 μ dicke, positive Lage bis zur Mitte der Zahnkrone. An der lingualen Seite reicht diese dünne Oberflächenschicht etwas weniger weit kronenwärts; das Verhalten des Schmelzrandes ist wegen Absplitterung desselben an der lingualen Seite nicht festzustellen. An der labialen Seite zeigt sich in der Gegend, wo die dicke positive Schicht verschwindet, noch positiver Schmelz, streckenweise rings von negativem Schmelze umschlossen; ein Beispiel unregelmässigen Fortschrittes der Erhärtung. Die zahlreichen Retziusschen Streifen zeigen, wo dies mit einiger Sicherheit beurteilt werden kann, schwächere negative Doppelbrechung, als ihre Umgebung und gegen den Schmelzrand sieht man auch optisch positive Streifen in negativer Umgebung. Im gemeinen Lichte sieht man, abgesehen von der Oberfläche und den Retziusschen Streifen, im Bereiche des negativen Schmelzes fast hellen, durchsichtigen, harten Schmelz mit undeutlichen Prismenkonturen; sonst mehr weniger gelblich bis bräunlichen Schmelz und zwar im Bereiche der positiven Bezirke besonders deutlich.

Von bleibenden Prämolaren wurden je ein erster und zweiter vom fünfjährigen Knaben an je zwei Schliffen untersucht. Der erste Backenzahn (Fig. 35 u. 36) zeigte an der Spitze

[1]) In Folge eines Versehens wurde dieser Zahn in dem zitierten Vortrage (13) als Schneidezahn bezeichnet.

der Höcker eine fast neutrale Lage, die am Abhange der Höcker sich in eine dünne positive Lage fortsetzte, welche gegen den Schmelzrand plötzlich sich verdickt und an diesem selbst nur eine ganz dünne negative Lage unter sich hat. Eine weniger tiefgehende Verdickung der positiven Lage findet sich auch in den Gruben zwischen den Höckern. Bei weitem die Hauptmasse des Schmelzes ist bereits negativ und hart und im gemeinen Lichte durchsichtig, fast homogen. Durch Erythrolaccinfärbung ist der positive und der Übergangsschmelz blutrot gefärbt und zeigt überall scharf gesonderte, wenig durchsichtige Prismen. Dasselbe ist auch in den zahlreichen Retziusschen Streifen der Fall.

Der zweite Backenzahn (Fig. 31, 32 u. 37, 38) war in dem einen Schliffe (Fig. 31, 32) gerade mitten durch die von O. Zsigmondy (30) genauer beschriebene Spalte, beziehungsweise tiefe Einbuchtung des Schmelzes getroffen, zeigte aber im ganzen die Prismen so ungünstig durchschnitten, dass in einem grossen Teile des Schliffes der Charakter der Doppelbrechung nicht sicher zu bestimmen war. Doch konnte eine dicke positive Schicht nahe am Schmelzrande aufgefunden werden. Bemerkenswert ist das Verhalten des Schmelzes im Grunde der Einbuchtung. Trotz der geringen Schmelzdicke findet sich hier eine deutlich positive Oberflächenlage, die am Seitenabhange des Divertikels nicht konstatiert werden konnte. Doch ergab das Erythrolaccinbild (Fig. 32), dass in der ganzen Umgebung der Einbuchtung noch junger färbbarer Schmelz vorhanden ist. An dem zweiten Schliffe desselben Zahnes konnte eine ziemlich regelmässige Dickenzunahme des positiven Schmelzes gegen den Schmelzrand bemerkt werden (Fig. 37). Im übrigen ergaben sich ähnliche Befunde wie am ersten Backenzahn; doch konnten die Kronenhöcker, die leider absplitterten, nicht ganz untersucht werden.

Von bleibenden Mahlzähnen wurden nur der erste untersucht und zwar ein noch nicht durchgebrochener vom fünfjährigen Knaben und ein eben im Durchbruche befindlicher vom siebenjährigen Knaben. Letzterer zeigte überall negativen Schmelz, doch war eine dünne Oberflächenschicht entschieden weniger stark doppelbrechend, als die tiefer gelegenen Schmelzteile, nur die Höckerspitzen ausgenommen. Im gewöhnlichen Lichte war diese Oberflächenschicht dunkler mit schärfer kon-

turierten Prismen und mit Purpurin intensiv färbbar, also sicher noch nicht völlig erhärteter Schmelz. Auch in der Tiefe waren da und dort, abgesehen von Retziusschen Streifen, stark färbbare Inseln von Übergangsschmelz.

Der erste Mahlzahn des fünfjährigen Kindes zeigte am grössten Teile der Krone bereits negativen Schmelz, der — die Retziusschen Streifen ausgenommen — bereits ganz erhärtet war. Nur an der lingualen Seite gegen den Schmelzrand war namentlich im Bereiche von Konturbändern, mitten im negativen Schmelze, noch positiver und neutraler Schmelz in unregelmässiger Verteilung. Leider splitterte gerade in dieser Region der Schmelz grösstenteils ab, wodurch eine genauere Untersuchung vereitelt wurde (Fig. 30). Diese positiven Schmelzbezirke waren durch die geringe Durchsichtigkeit und scharfe Begrenzung der Prismen auch in gewöhnlichem Lichte von dem hellen harten Schmelze der Umgebung deutlich verschieden.

VI. Theoretisches über die Erhärtung des Schmelzes.

Wenn in den vorhergehenden Abschnitten der Versuch gemacht wurde, in rein beschriebender Weise die mit der allmählichen Ausbildung des Schmelzgewebes einhergehenden Änderungen der Struktur und die topographische Anordnung der Entwicklungsstadien der Schmelzprismen an menschlichen Zähnen darzustellen, so reicht das bearbeitete Material doch nicht hin, um aus demselben ein klares Bild über die wesentlichen Vorgänge bei der Erhärtung des Schmelzes zu gewinnen. Wenn ich es trotzdem versuche, aus den Beobachtungen theoretische Vorstellungen abzuleiten, so bin ich mir wohl bewusst, dass dieselben nur einen provisorischen Charakter haben können und es der Zukunft vorbehalten bleiben muss, auf breiterer empirischer Basis eine gesicherte Theorie der Schmelzbildung aufzustellen. Es wird vor allem notwendig sein, die embryonale Schmelzbildung, die zwar schon so oft untersucht wurde, mit Rücksicht auf die ersten Vorgänge bei der Anlage der Prismen, einer neuerlichen Bearbeitung zu unterziehen. Aber auch die Struktur des Schmelzes ist noch bei weitem nicht so klar, namentlich bezüglich der Umwandlungsvorgänge vom primären bis zum fertigen Schmelze, dass die mannigfaltigen Strukturbilder stets in zweifellose genetische Beziehungen gebracht werden könnten und es wird

noch viele Arbeit kosten, diese notwendige Grundlage einer Theorie der Schmelzbildung fest zu begründen.

Dass der primäre und junge Schmelz für Flüssigkeiten durchdringbare, relativ weiche Prismen besitzen, ist durch die Erfahrungen über die Doppelbrechung und über die Färbbarkeit und Imprägnation mit Silber sicher gestellt. Es sind dies Eigenschaften, welche mit der Schneidbarkeit des jungen Schmelzes zusammenfallen. Es ist aber vor allem die Frage zu beantworten, wie kommt die Abnahme der Durchdringbarkeit für Flüssigkeiten und endlich das völlige Verschwinden derselben zustande, wie wird die im physikalischen Sinne poröse, junge Prismensubstanz endlich eine steinharte Kalkmasse, auf welchen Wegen kommt es nachträglich zu einer festen Ausscheidung von Kalksalzen in den noch weichen Prismen. Man kann sich wohl nichts anderes denken, als dass in die Prismen aus Flüssigkeiten der Umgebung Phosphorsäure und Kalk, um nur die Hauptbestandteile der festen Prismensubstanz zu nennen, in Lösung aufgenommen und innerhalb der Prismen ausgefällt, in feste Substanz übergehen. Denn die theoretisch mögliche Vorstellung, dass es sich nur um die Änderung des Aggregatzustandes ein und derselben Substanz handle, die aus der flüssigen Phase in eine feste durch plötzliche Gerinnung übergeht, ist durch die histologischen Befunde ausgeschlossen. Die erste Anlage der Prismen geht von den Schmelzzellen aus und zwar, so scheint es, lagern dieselben zunächst einen mehr gleichmässigen Erguss organischer Substanz — das Huxleysche Häutchen – ab, in welchem dann als erste Differenzierung in der Fortsetzung der Schmelzzellen faserartige, weiche Gebilde. die Tomesschen Fortsätze als erste Spur der Schmelzprismen entstehen. Dass die Tomesschen Fortsätze direkt in primäre Schmelzprismen sich umwandeln und samt der zwischen denselben befindlichen primären Kittsubstanz ein Bildungsprodukt der Schmelzzellen sind, ist sehr wahrscheinlich. Auch die Ausscheidung der Kalksalze in den primären Prismen auf Kosten des Schmelzorganes beziehungsweise der Schmelzzellen wird allgemein angenommen, da ein Vordringen von Flüssigkeit aus dem Zahnbeine nicht nachgewiesen ist und es von vornherein am wahrscheinlichsten ist, dass die formbildenden Elemente, nämlich die Schmelzzellen, auch das Material für die Verkalkung liefern. Es wird allerdings noch besonderer Untersuchungen bedürfen um

die Art der Bildung der primären Schmelzprismen genauer, als es bisher geschehen ist, festzustellen; aber ich glaube doch, auf grund fremder und eigener Erfahrungen annehmen zu dürfen, dass in Form kleinster Tröpfchen eine Substanz von den Schmelzzellen abgeschieden wird, die alsbald erstarrt und durch teilweise Vereinigung dieser erstarrenden Tröpfchen, der Globuliten, ein poröses Gerüste von globulitisch wabigem Baue herstellt. Ein derartiger Vorgang kann aber ohne Schwierigkeit nur für die erste Bildung der Prismen direkt aus den lebenden Schmelzzellen angenommen werden; mit zunehmender Verdickung des Schmelzes beziehungsweise der Verlängerung der Prismen wird der zuerst gebildete Teil der Prismen immer weiter von der lebenden Bildungszelle entfernt und es ist nun schwer vorstellbar, dass die völlige Ausbildung dieser Prismenteile noch von den ursprünglichen Bildungszellen direkt bedingt sei. Denn das Bildungsmaterial dieser Elemente wird augenscheinlich zur Verlängerung der Prismen durch fortwährende Neubildung von primärer Prismensubstanz verwendet und es könnte nur ein Rest des Bildungsmateriales in flüssigem Zustande weiter strömen, das um so mehr an Kalksalzen verarmen müsste, je mehr dasselbe in die Tiefe gegen das Zahnbein vordringt. Da, wie aus den in den früheren Abschnitten besprochenen Einzeluntersuchungen hervorgeht, die völlige Erhärtung des Schmelzes im allgemeinen von den frühest gebildeten Schmelzlagen zu den zuletzt gebildeten fortschreitet, so müsste man ferner annehmen, dass trotz der Verarmung an Kalksalzen, welche der von den Schmelzzellen ausgehende Strom von Bildungsmaterial, nach der Tiefe zu, erfahren muss, die längere Dauer des Stromes schliesslich doch zur völligen Erhärtung des Schmelzes führt. Aber ein solcher Ernährungsstrom von den Schmelzzellen bis zu den ältesten Teilen der Schmelzprismen, würde weiter notwendig voraussetzen, dass das Zahnbein für Flüssigkeiten durchdringbar ist, die von der Schmelzoberfläche nach der Tiefe ziehen, da ohne diese Annahme, ein Strom zu der dem Zahnbein direkt anliegenden und zu allererst hart werdenden Schmelzlage undenkbar wäre. Die entwickelten Annahmen würden also in ihren Konsequenzen zu einer Vorstellung führen, wie sie in der Hauptsache schon John Hunter (1771) vorschwebte und die dahin ging, dass der von der Schmelzpulpe abgelagerte weiche Schmelz dadurch

hart werde, dass das Zahnbein die Flüssigkeit aus dem weichen Schmelze herausziehe. Wenn auch diese Form der Vorstellung entschieden als unhaltbar zurückgewiesen werden muss, da eine einfache Austrocknung nicht das Wesen der Schmelzerhärtung ist, so ist vielleicht doch die Annahme eines Flüssigkeitsstromes vom Schmelze zum Zahnbeine, während der Entwicklung noch heute berechtigt.

Damit kommen wir zunächst zur Erörterung der Frage, wie Schmelz und Zahnbein sich verbinden. Untersucht man Embryonalstadien von Zähnen, an welchen noch durchaus junger, possitiv doppelbrechender Schmelz vorhanden ist, so kann man mit dem Messer die ganze Schmelzkappe wie Käse schneiden, während das unter dem Schmelze befindliche Zahnbein bereits knochenhart ist. Trotzdem hat dieser noch weiche Schmelz die Zahnbeinoberfläche in einer Weise verändert, dass sie wesentlich verschieden erscheint von Zahnbeinoberflächen, welche niemals von Schmelz, sondern nur von Zement bedeckt werden.

Es ist bekannt, dass nur die von Schmelz, nicht aber die von Zement bedeckte Zahnbeinoberfläche von zahlreichen Kugelmenisken darstellenden Grübchen, die bei den bleibenden Zähnen besonders tief und oft von halbkugeliger Form sind, dicht bedeckt ist und dass diese Grübchen von der tiefsten Schmelzlage ausgefüllt werden. Es ist ferner bekannt, dass die Dentinkanälchen in den Grübchen grossenteils wie abgeschnitten erscheinen und dass mehr weniger zahlreiche Dentinkanälchen in den Schmelz sich auf eine meist kurze Strecke als Schmelzkanälchen fortsetzen. Diese auffälligen Tatsachen brachten schon Wedl zur Vermutung, dass das Zahnbein vom Schmelze teilweise arrodiert werde und ich selbst habe diese Vorstellung weiter zu begründen versucht (5). Die auffallende Ähnlichkeit der von der Schmelzkappe bedeckten Zahnbeinoberfläche mit einer von Howshipschen Lakunen bedeckten Knochenresorptionsfläche drängt unmittelbar zu der Vorstellung, dass der Schmelz teilweise resorbierend auf das Zahnbein wirkt. Da die Zahnbeingrübchen bei der ersten Schmelzablagerung noch nicht vorhanden sind, aber alsbald auftreten, wenn der junge Schmelz sich verdickt, so muss man dem primären noch ganz weichen Schmelze, nicht aber dem in der Erhärtung bereits fortgeschrittenen Schmelze, eine ähnliche Wirkung zuschreiben, wie sie die Ostoklasten auf den Knochen ausüben. Der ganz junge

Schmelz muss also befähigt sein die leimgebende Substanz samt den Kalksalzen des Zahnbeines teilweise aufzulösen. Dann aber wäre eine Substanzwanderung vom Zahnbeine zum Schmelze und nicht bloss eine solche von den Schmelzzellen zu den Prismen vorhanden und die bei der Erhärtung des Schmelzes stattfindenden Vorgänge würden daher mit einer einfachen Strömung von gelösten Stoffen von den Schmelzzellen gegen das Zahnbein und Ausfällung von Kalksalzen in den Prismen nicht erklärt werden können. Man müsste wenigstens zeitweise auch eine umgekehrte Strömung vom Zahnbeine zum Schmelze annehmen. Für das Vorhandensein einer solchen Strömung beim Beginne der Schmelzerhärtung, scheint mir folgende Tatsache zu sprechen. Bei der Infiltrierung der zum Schleifen vorbereiteten Zähne mit ungebleichtem Schellak färbt sich bei Zähnen, deren junger Schmelz durch und durch rot gefärbt ist, das Zahnbein im allgemeinen nicht. Nur dort, wo dicht am Zahnbeine eben das Hartwerden der tiefsten Schmelzlage eintritt, färbt sich auch eine ganz dünne Zahnbeinlage. Sowie die erste harte Schmelzlage gebildet ist, verliert das Zahnbein seine Färbbarkeit in Erythrolaccin (vergl. Fig. 33). Mit Purpurin erhält man einen ähnlichen Erfolg; doch ist das Farbenbild weniger scharf, da auch andere Stellen des Zahnbeines, namentlich das junge Zahnbein, sich mehr weniger färben. Der Chemismus der Kalkausscheidung im Schmelze namentlich die Rolle, welche die organische Substanz dabei spielt, ist völlig dunkel; aber man könnte sich vielleicht vorstellen, dass die Flüssigkeit durch osmotische Vorgänge und periodische Änderungen der Oberflächenspannung zwischen festen und flüssigen Teilen in der Tiefe, sowohl von der Seite der Schmelzzellen als von der Seite des Zahnbeins, gelöste Kalksalze anzieht, dass sie selbst fortwährend nach beiden Seiten in einen veränderten Zustand gerät, indem ihr von den Prismen Kalksalze durch Ausfällung entzogen werden. Es würde dann die neutrale Zone, zu welcher sowohl von den Schmelzzellen als vom Zahnbeine gelöste, ausfällbare Stoffe zufliessen, von der Raschheit der Ausfällung und der jeweiligen Konzentration der in den Zahnkanälchen und in den Schmelzzellen, sowie in der Kittsubstanz des Schmelzes befindlichen kolloidalen Salzlösungen abhängen und demgemäss mannigfachem Wechsel unterliegen können.

VII. Das Fortschreiten der Erhärtung, die Bildung der Retziusschen Streifen und der Druckformen der Prismen.

Prüft man an der Hand dieser Vorstellungen die in den früheren Abschnitten geschilderten tatsächlichen Befunde, so werden dieselben einigermaßen verständlich. Sowohl an den Milch — als Ersatzzähnen sieht man frühzeitig, wenn der Schmelz erst eine Dicke von 40—50 μ besitzt, dicht am Zahnbein eine 6—10 μ dicke Schmelzlage, welche bereits alle Charaktere des harten Schmelzes besitzt und sich namentlich bei mittleren Vergrösserungen wie ein glänzendes, farbloses Band am Schliffe von dem darüber liegenden bräunlichen Übergangsschmelze abhebt. Diese harte Schmelzlage nimmt aber lange Zeit kaum merklich an Dicke zu und wenn der Schmelz im ganzen bereits zehnmal dicker geworden, hat die Dicke des dem Zahnbeine dicht anliegenden harten Schmelzes sich oft nur wenig geändert. Dies würde sich erklären, wenn die neutrale Zone, in welcher die Strömungen von den Schmelzzellen und dem Zahnbeine sich treffen und die Ausfällung der Kalksalze stattfindet, anfänglich sehr langsam von der Zahnbeinoberfläche gegen die Schmelzoberfläche vorrückt. An den Kronenhöckern des ersten Mahlzahnes und an der Kronenspitze des Eckzahnes eines Neugeborenen finde ich die harte Schmelzlage nicht messbar dicker, als nahe am Schmelzrande. Dagegen zeigen die Schneidezähne bereits eine Verdickung der harten Schmelzlage an der lingualen Seite der Kronenschneide auf ungefähr das dreifache der Dicke nahe am Schmelzrande. Hier ist also die neutrale Zone der beiden Strömungen bereits erheblich nach aussen gerückt. Indem diese Verschiebung der neutralen Zone von den Kronenschneiden, beziehungsweise Kronenspitzen gegen den Schmelzrand fortschreitet und schliesslich zuerst an den Kronenspitzen die freie Oberfläche erreicht, geht die Erhärtung im ganzen in Linien weiter, welche der Richtung von Konturbändern entsprechen, ohne dass es, im regelmässigsten Falle, bei Milchzähnen zur bleibenden Ausbildung von Konturbändern kommen muss. Das Zustandekommen wirklicher Konturbänder würde sich aber dadurch erklären, dass infolge einer periodisch verminderten Strömung von den Schmelzzellen nach der Tiefe, eine Verschiebung der neutralen Zone stattfindet, ehe

es zur völligen Erhärtung der im Konturbande gelegenen Prismenabschnitte gekommen ist, die später nur dann nachgeholt werden könnte, wenn eine neuerdings sehr verstärkte Strömung von Seite der Schmelzzellen die neutrale Zone wieder gegen das Zahnbein zurückdrängen würde. Es gibt nun in der Tat Konturbänder, die man sich auf diese Weise entstanden denken kann, nämlich Konturbänder, welche dicht verkalkte Prismen besitzen und nur mehr dadurch als Konturbänder hervortreten, dass zwischen den Prismen zahlreiche, unregelmässig gestaltete, blind endigende Schmelzkanälchen und interprismatische Hohlräumchen vorhanden sind. Im allgemeinen wird aber wohl eine Rückverlegung der neutralen Zone nicht stattfinden, da eine bereits völlig harte Schmelzlage der Strömung aus den Schmelzzellen sehr hinderlich sein muss. Normalerweise geht wohl der Strom von den Schmelzzellen direkt in die Prismen, deren globulitische Struktur nach der Tiefe ganz allmählich feiner wird, während umgekehrt der Strom vom Zahnbeine nur durch die Kittsubstanz von den Dentinkanälchen her sich fortsetzen kann, da die völlig hart gewordenen Prismen nicht mehr imbibirbar sind. In der neutralen Zone aber muss der osmotische Ausgleich in der Kittsubstanz stattfinden, während die Ausfällung von Kalksalzen in den Prismen durch das Zusammentreffen der vom Zahnbein in der Kittsubstanz und in den Prismen von den Schmelzzellen strömenden Flüssigkeit eintritt. So wären denn die Konturbänder — soweit sie nicht ausnahmsweise durch plötzliche Richtungsänderung der Prismen bedingt sind — nicht schon mit der ersten Bildung der Prismen angelegt, sondern erst die Folge von Störungen in den bei der Erhärtung der Prismen beteiligten Flüssigkeitsströmungen von den Schmelzzellen und vom Zahnbeine. Die entwickelten Vorstellungen sind auch auf die unregelmässigen Erhärtungsvorgänge anwendbar, wie sie z. B. in Fig. 21 u. 30 im Polarisationsbilde dargestellt sind. Hier sind inselartige Strecken des Schmelzes, wie dies häufig vorkommt, von der völligen Erhärtung ausgeschaltet und es müsste hier angenommen werden, dass plötzliche Verschiebungen der neutralen Zone durch zeitweilige, ungünstige Ernährungsbedingungen einer Gruppe von Schmelzzellen verursacht wurden. Durch die angenommene Wechselwirkung von Schmelzzellen und Zahnbein gelangt man auch zu einer einigermassen befriedigenden Vorstellung über die Bedeutung der,

besonders in der tiefsten Schmelzlage, zahlreichen und mit den Dentinkanälchen oft zusammenhängenden Schmelzkanälchen. Denn es ist klar, dass Räume in der Kittsubstanz, die nur von Flüssigkeit erfüllt sind, osmotischen Vorgängen zwischen Schmelz und Zahnbein sehr förderlich sein müssen.

Nicht die gleiche Erklärung, wie für die Konturbänder und die bräunlichen, nicht völlig verkalkten Inseln im Schmelze, möchte ich für die Konturstriche, oder feinen Retziusschen Linien, welche mit den Schmelzwülstchen (Perikymatien, Preiswerk) in inniger Beziehung stehen und daher nur bei bleibenden Zähnen vorkommen, für ausreichend halten. Die Konturstriche sind auch dort, wo die Schmelzprismen in völlig unveränderter Richtung weiter ziehen, schon im jungen Schmelze, wenn auch schwach wahrnehmbar; sie sind also wohl primär als etwas schwächere Prismenabschnitte mit reichlicherer Kittsubstanz dazwischen angelegt und sie bleiben als solche im fertigen Schmelz erhalten. Obwohl nun die Vorstellung von einem Vorrücken der neutralen Zone bei der Verkalkung, ehe es zum völligen Hartwerden der Prismen kam, auch hier in vielen Fällen ebenfalls anwendbar ist, da in der Tat oft die Prismen in den Streifen noch nicht völlig verkalkt sind, so gibt es doch auch viele Konturstriche mit ganz dichten, harten Prismen, die nur durch reichlichere völlig unverkalkte Kittsubstanz auffallen. Man muss schon wegen des Umstandes, dass die Konturstriche nur den bleibenden, zu viel längerer Dauer und zu grösseren mechanischen Leistungen bestimmten Zähnen zukommen, den Milchzähnen aber fehlen, den Gedanken abweisen, dass die Konturstriche eine einfache Entwicklungshemmung, eine unvollkommene Ausbildung des Schmelzgewebes und daher etwas Pathologisches seien. Die Konturstriche sind etwas Typisches, das sicher eine physiologische Bedeutung hat. Worin diese besteht, ist schwer zu sagen, aber es wäre nicht undenkbar, dass die feinen kittsubstanzreichen Schmelzlagen, die an den Schliffen als Konturstriche erscheinen, die Druckfestigkeit und Elastizität des Schmelzes erhöhen ohne seine Härte merklich zu vermindern. Die schon im weichen Schmelze erkennbare Anlage der Konturstriche spricht, wie ich glaube, sehr bestimmt dafür, dass dieselben als eine normale, aber besondere Form des Schmelzgewebes zu betrachten sind, die allerdings — dem völlig harten, transparenten Schmelze gegen-

über — wie ein Stehenbleiben auf einer tieferen Entwicklungsstufe erscheint. Man kann wohl auch den Konturbändern der Milchzähne und der bleibenden Zähne, obwohl diese nicht so typisch angelegt sind, eine ähnliche physiologische Bedeutung zuschreiben, wie den Konturstrichen.

Mit der völligen Erhärtung der Schmelzprismen erscheint die Entwicklung des Schmelzgewebes noch nicht abgeschlossen. Es folgt derselben in den am vollkommensten ausgebildeten Teilen des Gewebes, im transparenten Schmelze noch eine Verkalkung der Kittsubstanz, die aber niemals so vollständig ist, wie jene der Prismen. Fast regelmässig findet man die direkt an das Zahnbein grenzende Schmelzlage, welche am frühesten erhärtet — abgesehen von den mehr weniger zahlreichen Schmelzkanälchen — von fast homogenem Ansehen an gut polierten Schliffen.[1]) Es ist dies nur dadurch möglich, dass der Kittsubstanz nahezu ein gleicher Brechungsquotient zukommt, wie den Prismen selbst, dass mithin die Kittsubstanz reichlich Kalksalze aufgenommen hat. Damit stimmt auch, dass bei Färbung und Imprägnation solcher Schmelz, abgesehen von den Schmelzkanälchen und -Lücken, keine Farbe an Schliffen annimmt. Trotzdem ist die Kittsubstanz nicht von gleicher Beschaffenheit wie die Prismen selbst; denn bei schwacher Ätzung mit Säuren tritt die organische Substanz des Kittes deutlich hervor, die Prismen lösen sich aber völlig auf, und es erscheinen am geätzten Querschliffe an Stelle der Prismen Vertiefungen. Dieses homogene Schmelzgewebe wird nun namentlich im Bereiche der Kronenhöcker von der erwähnten basalen Schicht sich ausbreitend in mehr weniger grosser Ausdehnung, oft bis an das Schmelzoberhäutchen heran gefunden und erscheint dasselbe nur durch Schmelzkanälchen, unregelmässige Schmelzlücken und Retziussche Streifen da und dort unterbrochen. Gegen den Schmelzrand findet man in der Regel vorwiegend deutliche Prismenstruktur und bei den Milchzähnen ist der homogene Schmelz oft auch an den Kronenhöckern von sehr beschränkter Ausdehnung. An durch-

[1]) Man hüte sich die leuchtende Lichtlinie, die man an der Grenze von Zahnbein und Schmelz immer sieht, wenn der Schliff nicht genau senkrecht zur Trennungsfläche geführt ist und welche von der starken Lichtbrechung im Schmelze im Vergleiche zum Zahnbeine herrührt, mit dieser homogenen Schmelzlage zu verwechseln.

brechenden bleibenden Zähnen sieht man manchmal die dicht unter dem Schmelzoberhäutchen gelegene Schmelzlage noch überall mit deutlich unverkalkter Kittsubstanz, während nach der Tiefe der Schmelz fast homogen erscheint. An durchgebrochenen Zähnen ist aber die oberflächlichste Schmelzlage in der Regel, wenigstens an den Kronenhöckern mehr homogen. Dies scheint mir kaum eine andere Deutung zuzulassen, als dass eine Verkalkung, wenigstens der Kittsubstanz des Schmelzes noch — nachdem die Schmelzzellen ihre Bildungstätigkeit vollständig eingestellt haben — vom Zahnbeine her stattfinden kann. Denn dass durch das Schmelzoberhäutchen beim Durchbruche der Zähne aus dem Mundspeichel Kalkphosphat in den Schmelz tritt und dort ausgefällt wird, ist zwar nicht undenkbar, aber doch wenig wahrscheinlich. Die Schmelzzellen selbst können für die erst bei und nach dem Durchbruche der Zähne noch Kalksalze aufnehmenden Schmelzlagen nicht mehr von Bedeutung sein, da wie neuerdings H. Kallhardt (17, S. 29) betont, die Schmelzzellen schon vor dem Durchbruche der Zähne rudimentär werden. Dass tatsächlich die Härte des Schmelzes noch nach dem Durchbruche der Zähne zunimmt, wird durch die Beobachtungen erfahrener Zahnärzte bestätigt. Smreker (24) hebt ausdrücklich hervor, dass man an den Zähnen ein und desselben Menschen eine Zunahme der Härte des Schmelzes im Laufe der Jahre feststellen könne, indem der Schmelz des jugendlichen Individuums den bearbeitenden Instrumenten merklich geringeren Widerstand biete, als jener des Erwachsenen. Als Wege, welche ein Eindringen von kalkhaltiger Flüssigkeit aus dem Zahnbein in den Schmelz ermöglichen, müssen wohl in erster Linie die besonders im Bereiche des oberen Teiles der Zahnkrone, in ziemlich regelmässiger Anordnung, in Form von sich aufsplitternden Blättern vorkommenden unverkalkten Stellen von Kittsubstanz betrachtet werden, welche von der Oberfläche des Zahnbeins mehr weniger weit oft bis an das Schmelzoberhäutchen in den Schmelz eindringen. (Fig. 40b.)

Die Frage der Erhärtung des Schmelzgewebes wäre nach ihrer morphologischen Seite nur unvollständig erörtert, wenn nicht auf die so auffallenden Druckformen der Prismen, wie sie zuerst von Smreker genauer studiert wurden, Rücksicht genommen würde. Wie kommen diese Druckformen zustande,

in welcher engeren Beziehung stehen dieselben zu der Bildungstätigkeit der Schmelzzellen?

Die Schmelzzellen selbst zeigen polygonale Querschnittsformen mit geradlinigen Begrenzungen, während die Prismen, wie früher (S. 20) besprochen wurde, gewöhnlich bogige Begrenzungslinien besitzen, welche gegen das Zahnbein in der Regel konvex, gegen die Schmelzoberfläche aber konkav gekrümmt sind. Man kann sich diese Krümmungen der Oberflächen wohl nur dadurch entstanden denken, dass die noch weichen Prismen ihre Nachbarprismen mit ihrer konvexen Wölbung drücken, an ihren konkaven Flächen aber selbst von anderen Nachbarprismen gedrückt werden. Smreker hat künstlich die Druckformen der Prismen dadurch hergestellt, dass er Wachszylinder der Länge nach halbierte und nun wieder ganze Wachszylinder herstellte, welche zur Hälfte aus weichem und zur Hälfte aus hartem Wachs bestanden. Diese zusammengesetzten Wachszylinder wurden mit Zinnfolie umhüllt und nun in einem Metallkästchen zusammengepresst. Smreker erhielt auf diese Weise den natürlichen Arkadenformen und Kannelierungen ganz entsprechende Druckformen. Der natürliche Vorgang dürfte aber diesem schematischen Versuche insofern nicht entsprechen, als die Zustände der Weichheit und Härte, die am schematischen Prisma gleichzeitig an den beiden Hälften desselben vorhanden sind, in Wirklichkeit zeitlich aufeinanderfolgende Zustände ein und desselben Prismas in dessen ganzer Dicke sein werden. Es muss wohl für alle Prismen mit arkadenförmigem Querschnitte ein Entwicklungsstadium geben, in welchem der Turgor des noch weichen Prismas ein Maximum erreicht, das noch vor der völligen Erhärtung wieder beträchtlich absinkt, denn dadurch lässt sich begreifen, dass relativ jüngere Prismen relativ ältere zusammenpressen. Dass es die relativ älteren Prismen sind, welche von den jüngeren gedrückt werden, geht wohl unzweifelhaft daraus hervor, dass die konvexe Seite, also die drückende, fast ausnahmslos gegen die Zahnbeinseite gekehrt ist. Da die Prismen von den Kronenspitzen gegen den Schmelzrand aufeinanderfolgend immer später entstehen und die Prismen in der Hauptsache vom Zahnbeine gegen die Kronenspitzen geneigt sind, so gehören die an Schliffen erscheinenden Prismenquerschnitte im allgemeinen umso jüngeren Prismen an, je näher sie der äusseren Schmelzoberfläche gelegen

sind. Die Erreichung des grössten Turgors in den Prismen muss schon sehr früh, wahrscheinlich im Stadium des primären Schmelzes eintreten; denn im jungen Schmelze findet man die Druckformen der Prismen schon deutlich ausgebildet. Eine genauere Untersuchung dieser Verhältnisse bleibt der Zukunft vorbehalten, aber schon jetzt darf als sicher angenommen werden, dass der Flüssigkeitsdruck im Innern der Prismen mit fortschreitender Kalkablagerung rasch abnimmt. Die typische Verlaufsrichtung und die Kreuzungen der Prismen, welche namentlich in den mittleren Schmelzlagen auftreten, können nicht als Folge von äusseren Druckwirkungen angesehen werden; sie sind vielmehr als primär von den Bildungszellen ausgehende spezifische Formbildungen anzusehen, worauf später (Abschnitt VIII) näher eingegangen werden soll.

Ausser dem Drucke, den die Prismen gegenseitig aufeinander ausüben, kommt bei der Schmelzbildung noch der Druck in betracht, welchen der sich ablagernde Schmelz im Ganzen erfährt. Der Schmelz ruht von der ersten Bildung an auf dem festen Widerlager des Zahnbeines und die Schmelzzellen stehen unter dem Drucke der Flüssigkeit der Schmelzpulpa, mit welchen sich der Turgor der Schmelzzellen ins Gleichgewicht setzen muss. Der Gesamtdruck der Schmelzpulpa lastet nun auf den noch weichen Prismen. So lange die Prismen als geradlinige senkrecht zur Zahnbeinoberfläche stehende Verlängerungen der Schmelzzellen erscheinen, wird dieser Druck keine wesentliche Formveränderung hervorrufen; sobald aber die Prismen sich schief zu legen beginnen, muss wohl von der Schmelzpulpa ein Druck auf die jungen Prismen ausgeübt werden, welcher im ganzen senkrecht zur Prismenrichtung stattfindet. Denn die Prismen werden in ihrem Querdurchmesser gegenüber den Schmelzzellen etwas verkleinert, da jene konvexe Oberfläche der Schmelzmembran, welche die der Schmelzpulpa zugewendeten Enden der Schmelzzellen bilden, im ganzen grösser ist als die Fläche, welche jeweilig die Querschnitte der primären Prismen deckt. Die seitliche Kompression, welche die jungen Prismen erfahren, und die nicht selten zu einer bandartigen Abplattung führt, findet wohl auch darin ihren Ausdruck, dass die Prismen positiv doppelbrechend werden inbezug auf ihre Prismenrichtung als optische Achse. Denn ein allseitig gleichmässiger Druck senk-

recht zur Längsrichtung der Prismen müsste bei einer normal reagierenden Substanz diesen optischen Effekt nach den Spannungsgesetzen hervorrufen. Dass man aber die Doppelbrechung der jungen Schmelzprismen als Folge von Spannungen ansehen darf, dafür spricht insbesondere die nicht ganz regelmässige Orientierung der optischen Achsen in den Prismen und das häufige nicht Zusammenfallen von Prismenrichtung und optischen Achsen, welche Umstände eine krystallinische Struktur ausschliessen, so sehr man versucht sein könnte, eine solche ebenso anzunehmen, wie in der Prismenschicht der Muschelschalen, in welcher die krystallinische Struktur ausser Zweifel steht.

VIII. Die Prismenschicht der Muschelschalen und die Schmelzprismen. Schluss.

Man hat früher wohl öfter, in neuerer Zeit noch Rudas (22), daran gedacht, dass die Prismenschicht der Muschelschalen in Bau und Bildung grosse Analogien mit dem Zahnschmelze zeige. Allein alles, was wir gerade durch eingehendere Untersuchungen aus neuerer Zeit, zuletzt durch W. Biedermann (3) und O. Römer (21) über diese so merkwürdigen Kutikularbildungen erfahren haben, spricht dafür, dass trotz mancher Übereinstimmung, doch tiefgreifende, prinzipielle Verschiedenheiten zwischen den beiderlei Kutikularbildungen bestehen.

Ältere Forscher, wie Bowerbank und Carpenter betrachteten die Prismen der Muschelschalen als versteinerte Zellen, wie man dies seit Schwann für die Schmelzprismen wenigstens insoweit fast allgemein anerkennt, als man jedes Schmelzprisma als Bildungsprodukt je einer Schmelzzelle ansieht. Die Prismenschicht der Muschelschalen (Anodonta, Pinna usw.) besteht aber aus polygonalen Elementen, deren Querdurchmesser vielmal grösser ist, als jener der Epithelzellen des Mantelrandes, welche die Prismen absondern und es ist daher völlig unmöglich, je ein Prisma als direktes Bildungsprodukt je einer Epithelzelle anzusehen. Trotzdem zeigt die Anordnung der organischen Substanz, welche als ein zusammenhängendes Wabenwerk die Zwischenräume zwischen den Prismen erfüllt, eine gewisse Analogie mit der Kittsubstanz der Schmelzprismen und an den Prismen selbst lässt sich eine Querstreifung nachweisen und — wenigstens in den Frühstadien der Bildung — auch organische Substanz,

welche bei Lösung der Kalksalze mitunter in Form quer durchgehender Blätter sich darstellen kann. Es sind dies lauter Analogien mit den Schmelzprismen; ja auch darin liegt eine Analogie, dass von den Bildungszellen zunächst eine zusammenhängende hautartige Lage organischer Substanz abgelagert wird, in welcher erst sekundär die Prismenanlagen auftreten. Diese hautartige Lage kann man mit dem primären Abscheidungsprodukte der Schmelzzellen, dem sogenannten Huxleyschen Häutchen, das zwischen den eigentümlichen Prismenanlagen und den Schmelzzellen gelegen ist, vergleichen. Eigentümlich ist der fast parallele Verlauf der Prismen der Muschelschalen und das häufige Vorkommen von zugespitzten Prismenenden zwischen weiter nach der Tiefe verlaufenden Prismen. Was die feinere Struktur anbelangt, so kommt den Prismen, neben einer wabig-globulitischen, entweder eine sphärokrystallinische Struktur (z. B. Arodonta), oder eine rein krystallinische in der Weise zu, dass jedes Prisma einen einheitlichen Kalkspathkrystall darstellt (z. B. Pinna), dessen optische Achse mit der Prismenachse zusammenfällt, wie das Achsenkreuz im konvergenten Lichte beweist. Die Seitenflächen der Prismen sind aber im allgemeinen keine krystallographisch möglichen Prismenflächen. Zwar hat O. Römer (21) auch die Prismen von Pinna auf einen sphärokrystallinischen Bau zurückzuführen versucht und die Prismen als radiäre Stücke von Sphärokrystallen mit unendlich grossem Radius erklärt. Diese Deutung scheint mir aber deshalb unzulässig, weil man bei Ätzung mit Ameisensäure an den Querschliffen von Pinnaprismen Ätzfiguren erhält, welche an der ganzen Querschnittsfläche je eines Prismas durchaus parallele Kanten zeigen, was nur an einem einheitlichen Krystallindividuum, nicht aber an einem Sphärokrystalle möglich ist. Ich verweise zur Erläuterung des oben Gesagten auf Fig. 15.

Ich füge noch bei, dass ich auch an Längsschliffen von Pinnaprismen, namentlich solchen, an welchen zufällig Prismenflächen angeschliffen waren, welche ich auf Grund meiner Erfahrungen über Ätzfiguren des Kalkspathes als Deuteroprismenflächen deuten musste, auf lange Strecken schräg zur Prismenachse, durchaus parallel verlaufende Ätzstreifen erhielt, was ebenfalls nur an einem einheitlichen Krystallindividuum nicht aber an einem aus vielen Individuen bestehenden Sphärokrystalle möglich ist.

Vielfach habe ich mich bemüht an Schmelzprismen Ätzfiguren darzustellen. Der Versuch scheiterte stets; vielleicht nur wegen der geringen Durchmesser der Prismen. Ich erhielt nur regellose Ätzflecken an Querschliffen und Längsschliffen oder an letzteren regelmässige Querstreifung, welche jedoch, wie ich jetzt glaube, ebenso wie die Querstreifung an den Prismen von Muschelschalen, auf eine präformierte Struktur, auf das schichtweise Vorschreiten der Verkalkung zurückzuführen ist. Achsenkreuze im konvergenten Lichte konnte ich an Querschliffen der Schmelzprismen niemals sehen; vielleicht nur deshalb, weil eine genügend dicke Schicht mit genau parallelen und zugleich senkrecht zur optischen Achse getroffenen Prismen nicht aufzufinden war. Die Beobachtungen zwischen gekreuzten Nikols im parallelen Lichte, namentlich an geflügelten Prismen (Fig. 34 und S. 37) zeigen aber in Übereinstimmung mit diesen wegen ungünstigen Bedingungen der Beobachtung unsichern Befunden, dass die Prismen weder einheitliche Krystalle noch Sphärokrystalle sind, sondern sich ähnlich verhalten wie verhornte Epithelzellen, welche ihre Doppelbrechung durch Spannungen erlangt haben. Die Umkehrung der Doppelbrechung der Prismen aus einer ursprünglich positiven in eine negative in dem Maße, als die Ausscheidung der Kalksalze in den Prismen zunimmt, ist ebenfalls nur unter der Annahme verständlich, dass die Doppelbrechung der Schmelzprismen durch Spannungen entsteht, nicht aber unter der Annahme einer eigentlich krystallinischen Struktur. Dies schliesst jedoch nicht aus, dass die globulitisch-wabige Struktur, welche O. Römer in den Prismen von Margaritana findet, viele Analogien mit der Struktur der Schmelzprismen zeigt und dass selbst bei der Bildung der Prismen gewisse Übereinstimmungen vorhanden sind. Wie W. Biedermann bei Anodonta findet, treten in der organischen Grundlage der Prismenschicht die ersten Spuren der Prismen als relativ weit auseinanderliegende Tropfen verkalkender Substanz auf, welche allmählich, unter teilweiser Verschmelzung und Auflagerung konzentrischer Schichten sich vergrössern bis sie endlich aneinander stossend sich gegenseitig im Wachstume behindern und nun zu Polygonen mit ebenen Seitenflächen sich abplatten. Dieses Wachstum der verkalkenden Substanz ist nicht gebunden an einzelne Zellindividuen und ihre Form; ja bei Margaritana kommen nach Römer zweierlei Epithelzellen

vor, welche an der Prismenbildung beteiligt sind. Die Schmelzzellen dagegen bilden wohl jede für sich ein Prisma. Der äusserst komplizierte Verlauf der Schmelzprismen wäre völlig rätselhaft, wenn die Schmelzprismen in einer von den Bildungszellen ebensolosen Abhängigkeit entstehen würden, wie dies bei den Prismen der Muschelschalen in der Tat der Fall ist. Aber immerhin geht auch im Schmelze die Prismenbildung in einer organischen Grundlage vor sich, in welcher zunächst Körner verkalkender Substanz sich ausscheiden. Ein sphärokrystallinisches Wachstum derselben ist nicht nachgewiesen; man sieht vielmehr eine körnig wabige, stellenweise fädige Kalkmasse sich abscheiden, die aber in ihrer Anordnung und Begrenzung von der zugehörigen Schmelzzelle direkt abhängig zu sein scheint. Kann man auf der einen Seite die Bildung der Prismenschicht der Muschelschalen als einen chemisch-physikalischen Prozess bezeichnen, in welchem die vitale Tätigkeit der Bildungszelle nahezu darauf beschränkt ist, das Bildungsmaterial abzusondern, dessen weitere Formung dann unabhängig von den lebenden Zellen sich vollzieht, so muss man die Bildung der Schmelzprismen in viel höherem Maße als direkt abhängig von der vitalen Tätigkeit der Schmelzzellen ansehen. Obwohl auch bei den Schmelzprismen die erste Kalkablagerung von der Mitte der Tomesschen Fortsätze gegen die Peripherie fortschreitet und es von vornherein recht wohl möglich erschiene, dass die Ausbreitung der Verkalkung ähnlich, wie bei den Muschelschalen zu Prismenbildungen führen würde, die ohne nähere Beziehungen zu den Zellen stehen, so ist doch tatsächlich jedes Schmelzprisma eine direkte Fortsetzung je einer Schmelzzelle, wie die in Zusammenhang mit Schmelzzellen isolierbaren, oft langen Tomesschen Fortsätze die nichts anderes sein können, als die primären Schmelzprismen, zweifellos beweisen. Das an Schnitten wie eine gleichartige Membran erscheinende Huxleysche Häutchen ist dennoch ein höher differenziertes Zellprodukt, in welchem die direkte Fortsetzung der Schmelzzelle von anderer Beschaffenheit sein muss, als jener Anteil des Häutchens, welcher den Schlussleisten der Schmelzzellen anliegt. Denn ohne diese Annahme wäre die Isolierbarkeit von Schmelzzellen mit langen Tomesschen Fortsätzen kaum zu verstehen. Anderseits kann die Verschiedenheit zwischen primärer Prismensubstanz und der dieselben umgebenden primären Kittsubstanz keine sehr tief-

greifende sein, da die Prismen sich auf Kosten der Kittsubstanz verdicken. Immerhin ist es wahrscheinlich, dass der primären Prismensubstanz eine vitale, assimilatorische Tätigkeit zukommt, welche der Kitt- oder Zwischensubstanz fehlt.

Da die direkte Fortsetzung der Schmelzzellen in Schmelzprismen zwar ziemlich allgemein angenommen, aber keineswegs unzweifelhaft bewiesen ist und Huxley, später insbesondere Williams (28) dieser Annahme entgegengetreten sind, schien es mir wünschenswert, eine direkt anschauliche Lösung dieser Frage anzustreben. Der verwickelte Verlauf der Schmelzprismen im Zahnschmelze des Menschen und die vielfachen, vielleicht durch sekundäre Druckwirkungen während der Erhärtung auftretenden Biegungen der Prismen, liessen es von vornherein als wenig aussichtsvoll erscheinen, an Menschenzähnen und diesen ähnlich gebauten Tierzähnen mit Sicherheit festzustellen, ob jedes Schmelzprisma die direkte Fortsetzung einer Schmelzzelle darstelle. Dagegen schien der Schmelz der Schneidezähne von Mäusen und Ratten in doppelter Beziehung ein günstiges Untersuchungsobjekt zu sein. Erstens dadurch, dass die innere Schmelzlage, wie man seit den Untersuchungen von J. Tomes weiss, aus regelmässig wechselnden Schichten sich fast senkrecht überkreuzender Prismen besteht, zweitens dadurch, dass die Schneidezähne der Muriden mit offenen Wurzeln beständig fortwachsen und daher stets alle Stadien der Schmelzbildung gleichzeitig darbieten. Die sich überkreuzenden Prismenschichten bestehen in der Regel aus je einer einzigen Reihe von Prismen und verlaufen in Ebenen, welche nicht reinen Querschnitten des Zahnes entsprechen, sondern kronenwärts nach aussen von der Zahnbeinoberfläche unter Winkeln von 50° bis 70° ansteigen. Herr Dr. Fleischmann fertigte auf meine Anregung an entsprechend fixierten und entkalkten Kieferhälften von Ratten Querschnittserien an und ich hoffte an jenen Stellen, wo gerade die gekreuzten Prismenlagen in Bildung begriffen waren, entsprechend gekreuzte Lagen von Schmelzzellen oder wenigstens der inneren Enden derselben zu finden. Davon war aber nichts zu sehen; überall waren die auffallend hohen Schmelzzellen in genau paralleler Stellung senkrecht zur Schmelzoberfläche angeordnet, von zufälligen Verschiebungen durch die Präparation abgesehen. Dagegen konnte man die Tomesschen Fortsätze von der Kutikula der

Schmelzzellen aus seitlich abbiegen sehen. An Präparaten, welche mit Zenkers Flüssigkeit fixiert und entkalkt und dann in Celloidin geschnitten worden waren, zeigten sich die Schmelzzellen in der Querrichtung stark geschrumpft und kaum dicker als 1—2 μ, während frisch isolierte Zellen über 5 μ dick sind. Infolge dieser starken Schrumpfung waren zwischen den Zellen klaffende Zwischenräume vorhanden und der Übergang der Zellen in die Tomesschen Fortsätze liess sich an vielen Stellen der Schnitte sicher verfolgen. Dieser Befund schien aber in Widerspruch zu stehen mit den Ergebnissen der Isolationsversuche. Sowohl bei Mäusen als Ratten versuchte ich wiederholt an Kiefern, welche kürzere oder längere Zeit in Müllers Flüssigkeit konserviert worden waren, Schmelzzellen in Zusammenhang mit Tomesschen Fortsätzen zu isolieren, da es an ähnlich konservierten Präparaten von embryonalen Menschenzähnen verhältnismässig oft gelingt lange Tomessche Fortsätze in Zusammenhang mit den Schmelzzellen darzustellen. Bei Ratten und Mäusen gelang es mir aber niemals aus der kritischen Region der Schneidezähne Schmelzzellen mit Tomesschen Fortsätzen zu isolieren. Die schönen, hohen, auffallend stark gekörnten Schmelzzellen zeigten an ihrer, dem Schmelze zugewendeten Seite stets ein rein quer abgestutztes Ende mit einem breiteren oder schmäleren, glänzenden, oft undeutlich gestrichelten kutikularen Saume ohne Spur eines Tomesschen Fortsatzes. Ausserdem ergab die vergleichende Messung der Durchmesser der Zellen und der in Stücken von Lamellen vorliegenden gekreuzten Prismen für erstere im Mittel 5,4 μ, für letztere 3,6 μ. Diese Zahlen scheinen die direkte Fortsetzung einer Zelle in ein Prisma auszuschliessen. Bedenkt man jedoch, dass — wie sich aus den Schnitten ergibt — die Prismen in den Lamellen unter Winkeln von circa 45° zu der Achse der Zellen orientiert sind, so ist der Durchmesser der Berührungsfläche der Zellen mit den Tomesschen Fortsätzen beziehungsweise der Prismen der durch sin. 45° (= 0,7) dividierte wahre Durchmesser der Prismen daher 3,6 μ : 0,7 = circa 5 μ, wie eine einfache Konstruktion ergibt. Es ist also trotz der ohne Messungen auffallenden Dickendifferenz von Schmelzzellen und Prismen an Isolationspräparaten, die direkte Fortsetzung je einer Zelle in ein Prisma sehr wohl möglich und es besteht nur ein scheinbarer Widerspruch mit den Befunden an Schnitten.

Da ferner auch Sachse (31, S. 176) an Schnitten von den Schneidezähnen der Maus die Tomesschen Fortsätze gesehen hat, so darf man an dem Vorhandensein derselben und ihrer Fortsetzung in die Prismen wohl nicht zweifeln und die Schwierigkeit, die Tomesschen Fortsätze der den gekreuzten Prismenreihen anliegenden Schmelzzellen zu isolieren, muss darauf beruhen, dass wegen der Kreuzungen der Tomesschen Fortsätze dieselben jedesmal dicht am Kutikularsaume der Zellen abbrechen. Diese Annahme ist umsomehr berechtigt, weil es auch an Menschenzähnen keineswegs immer gelingt, Tomessche Fortsätze darzustellen und häufig die Schmelzzellen ohne solche isoliert werden. Steht es aber fest, dass bei den Schneidezähnen der Ratten die Tomesschen Fortsätze unter einem Winkel abgehen, so hat dies zur notwendigen Folge, dass die Prismen in der Knickungsebene, in welcher dieselben mit den Schmelzzellen einen Winkel bilden, eine andere Querschnittsform annehmen müssen, als die im Querschnitte isodiametrischen Schmelzzellen. Es scheint zunächst, dass entsprechend der früher angeführten Rechnung, die Prismen in den Ebenen der sich kreuzenden Lamellen schmäler werden müssten, als in der Richtung senkrecht zu diesen Lamellen. Die älteren Befunde von J. Tomes würden diese Folgerung tatsächlich stützen, indem derselbe die Prismen im Querschnitte elliptisch, mit dem längeren Durchmesser der Ellipse senkrecht zur Lamellenebene darstellt (32, Seite 577). Allein durch eigene Untersuchungen konnte ich dies nicht bestätigen. Ich fand vielmehr die Prismen von halbmondförmigem Querschnitte, ungefähr wie die in Fig. 7 vom Wildschweine abgebildeten Prismenreihen, wobei die Arkadenbögen stets — entsprechend der von Smreker für Menschenzähne gefundenen Regel — dem Zahnbeine zugewendet sind. Die Prismen üben also eine Pressung aufeinander aus, welche statt zur einfachen Abplattung, zur rinnenförmigen Vertiefung derselben führt. Aber immerhin darf man die Formveränderung als eine notwendige Folge der starken Abweichung der Richtung der Schmelzprismen von der Richtung der Schmelzzellen ansehen. Die Formveränderung ist deshalb sehr verwickelt, weil die Schmelzprismen nicht bloss in der Ebene der Lamellen, sondern auch senkrecht zu derselben mit der Richtung der Schmelzzellen Winkel bilden. Relativ einfachere Verhältnisse zeigen die Lamellen der gekreuzten Prismen in den Nagezähnen

der Eichhörnchen. Bei diesen Tieren steigen, wie J. Tomes fand, die Lamellen nicht wie bei den Mäusen und Ratten schräg vom Zahnbeine an, sondern sie stehen senkrecht zur Oberfläche des Zahnbeines. Es müssen demgemäss die Lamellen in der Richtung der Achsen der Schmelzzellen liegen und die Prismen nur in der Ebene der Lamellen mit den Zellen Winkel bilden. In der Tat findet man nun hier die Prismen im Querschnitte von abgerundet rechteckiger oder nur leicht halbmondförmiger Gestalt, wobei der kürzere Durchmesser parallel, der längere senkrecht zu den Lamellen orientiert ist.

So ergibt sich unter der Annahme, dass jede Schmelzzelle je ein Prisma bilde, die Formveränderung der Prismen als bedingt durch die gegebenen Raumverhältnisse. Dagegen ist das Auftreten gekreuzter Prismenlagen an sich, nicht direkt mechanisch zu erklären und als eine „Selbstdifferenzierung" der Schmelzzellen aufzufassen, etwa in dem Sinne, dass aufeinanderfolgende Reihen von Zellen — so lange gekreuzte Prismen entstehen — die einen linksseitig, die andern rechtsseitig mehr Prismensubstanz und dadurch schräglaufende Prismen bilden, während in den Fällen, wo die Prismen in der Verlängerung der Achse der Schmelzzellen liegen, die Zellen an der ganzen Oberfläche gleichmässig Prismensubstanz abscheiden. In dem letzteren Falle werden auch die Prismen rein polygonale Querschnittformen zeigen können. So wird man auch die komplizierteren Verlaufsverhältnisse der Prismen in den als Schregersche Faserstreifen bekannten, entgegengesetzt gerichteten Zügen von Schmelzfasern sich zurecht legen müssen. Ich habe seinerzeit der Behauptung von Williams (28), dass die Richtung der Schmelzzellen mit jener der darunter liegenden Schmelzfasern nicht immer übereinstimme, als eine Täuschung zu erklären versucht (9); nach den Erfahrungen am Schmelze der Nager zweifle ich nicht mehr an der Richtigkeit der Beobachtungen des genannten Autors, obwohl ich nach wie vor daran festhalte, dass jedes Prisma von je einer Schmelzzelle gebildet wird, was Williams mit Unrecht als mit seinen Beobachtungen unvereinbar hielt und ihn zu der Behauptung verführte, die Tomesschen Fortsätze der Schmelzzellen seien Kunstprodukte und ohne Bedeutung für die Bildung der Prismen. Was mich damals zu der Annahme bestimmte, dass die Schmelzzellen stets in der Richtung der Achse der

jeweiligen Prismenrichtung sich befinden, war die Beobachtung an abgelösten Schmelzmembranen von Zähnen neugeborener Kinder, an welchen ich in der Flächenansicht den Schmelzgürteln entsprechende Schiefstellungen von Zellengürteln bei Verschiebung der Mikrometerschraube zu sehen glaubte. Doch habe ich das Maß dieser Schiefstellungen nicht genauer zu bestimmen vermocht und es muss der Zukunft vorbehalten bleiben, die Bildung der Schmelzgürtel eingehender zu verfolgen.

Über den Chemismus der Schmelzerhärtung befinden wir uns ganz im dunkeln. Welche komplizierte Vorgänge hier stattfinden mögen, darüber kann man vielleicht ahnende Vermutungen haben, wenn man die Erfahrungen zu Rate zieht, welche W. Biedermann (2) über die Verkalkung des Krebspanzers gewonnen hat. Bei Hummern und Flusskrebsen fand Biedermann die tieferen Schichten des Chitinpanzers mit einer amorphen, kalkigen Substanz infiltriert, aus welcher bei Zusatz von Wasser monoklinische, mit einer organischen Grundsubstanz versehene Mischkrystalle von Calciumphosphat und Calciumkarbonat heraus krystallisierten, welche in Essigsäure völlig löslich sind, in Chromsäure aber einen deutlich geschichteten organischen Rest zurückliessen.

Da Biedermann dieselben Krystalle auch aus dem Blute von Mollusken (Helix pomatia) darstellen konnte, so schien es nicht ausgeschlossen, dass bei der Schmelzbildung dieselben Doppelsalze von Phosphat und Karbonat auftreten könnten. Ich zerzupfte den in Bildung begriffenen Schmelz von den Schneidezähnen der Maus, nachdem ich die Wurzel des Zahnes am frischen Objekt blossgelegt, in Wasser. Eine Ausscheidung der Biedermannschen Krystalle konnte ich aber niemals wahrnehmen, obwohl an den stets offenen Wurzeln der Schneidezähne der Nager alle Entwicklungsstufen des Schmelzes nebeneinander vorkommen. Die Zusammensetzung des Schmelzes ist von jener der verkalkten Crustaceenpanzer und der Molluskenschalen allerdings durch den Reichtum an Kalkphosphat wesentlich verschieden und daher war auch die Wahrscheinlichkeit, dass bei ersterem dieselben chemischen Prozesse eine Rolle spielen, wie bei letzteren, von vornherein gering. Da jedoch bei Mollusken, nach Biedermann insbesondere bei Helix, die jüngsten Schichten der Schalen fast nur aus Calciumphosphat bestehen, schien es immer-

hin von Interesse, den Versuch zu machen, ob die Biedermannschen Krystalle aus jungem Schmelze dargestellt werden können.

Welcher Natur die in dem noch weichen Schmelze sich in Lösung befindenden Kalkverbindungen sind, ist unbekannt; es ist daher auch nicht möglich, über den chemischen Vorgang der Erhärtung der Prismen und über das Verschwinden der organischen Substanz in denselben sich eine präzise Vorstellung zu machen und man kann nur als mit den Tatsachen am besten vereinbar im allgemeinen annehmen, dass die Abscheidung der Kalksalze aus einer kolloidalen Lösung erfolgt. Die organische Substanz schwindet mit fortschreitender Erhärtung immer mehr, doch ist dieselbe an nicht völlig verkalkten Stellen noch in fertigen Zähnen nachzuweisen, und W. D. Miller (19), sowie Viggo Andresen (1) haben an fertigen Zähnen zusammenhängende Reste organischer Substanz, welche von dem Schmelzoberhäutchen bis ans Zahnbein reichten durch Salz- und Salpetersäure isoliert. (Siehe S. 35.) Diese organische Substanz erscheint in Form von Flocken und Häutchen; sie stammt wesentlich von der Kittsubstanz der Prismen, während in den vollständig ausgebildeten Prismen keine organische Substanz mehr nachweisbar ist. Der Zusammenhang dieser Häutchen mit dem Schmelzoberhäutchen wird durch die Entwicklung verständlich, der zufolge das Schmelzoberhäutchen bei Abschluss der Schmelzbildung von denselben Schmelzzellen abgesondert wird, welche bis dahin die Prismen gebildet hatten. Die im fertigen Zahne noch vorhandene Kittsubstanz in Form von blattartigen Ausbreitungen zwischen, in ziemlich regelmässigen Entfernungen befindlichen Prismenlagen (siehe S. 35 und Fig. 40), ferner die Schmelzlücken und Schmelzkanälchen ermöglichen noch nach dem Durchbruche der Zähne einen, wenn auch beschränkten Flüssigkeitsaustausch zwischen Zahnbein und Schmelz. Ein guter Teil der vom Zahnbein zum Schmelz ziehenden Kanälchen bleibt zeitlebens erhalten; doch scheint mir, als ob die Zahl der Schmelzkanälchen, welche an sich entwickelnden Zähnen mit den Zahnkanälchen zusammenhängen, grösser wäre, als an fertigen Zähnen. Bei der geringen Regelmässigkeit und komplizierten Anordnung dieser Strukturteile infolge der Anwesenheit der zahlreichen Grübchen im Zahnbeine sind vergleichende Zählungen nicht wohl auszuführen und eine Schätzung nach dem Augenmaße, wie ich sie vornahm, kann leicht infolge zufälliger Umstände zu irrtüm-

lichen Annahmen führen. Es muss daher diese Frage offen gelassen werden. Die grosse Härte und die durchscheinende Beschaffenheit des auf der höchsten Stufe der Ausbildung befindlichen Schmelzes macht denselben für Flüssigkeitsströmungen jedenfalls sehr ungeeignet und damit stimmt die Erfahrung, dass der ganz harte Schmelz nicht färbbar ist und auch bei hochgradig Ikterischen, deren Zahnbein von Gallenfarbstoff intensiv gelbbraun gefärbt ist, keine Spur von Färbung zeigt.

Ohne auf die über die allmähliche Erhärtung des Schmelzes bei menschlichen Zähnen gewonnenen Erfahrungen nochmals einzugehen, möchte ich schliesslich nur einige Ergebnisse mehr allgemeiner Natur mit wenigen Sätzen zusammenfassen:

1. Die nadelartige Zersplitterung junger Schmelzprismen bei Isolationsversuchen beruht wesentlich auf einer schrägfaserigen Struktur der später meist unter einander verschmelzenden Flügelfortsätze der Prismen.
2. Die Erhärtung des Zahnschmelzes schreitet langsam von den zuerst gebildeten Gewebeteilen zu den zuletzt gebildeten vor; doch erleidet dieses Gesetz im einzelnen zahlreiche Störungen.
3. Um die Vorgänge bei der Erhärtung des Schmelzes einigermaßen zu verstehen, erscheint es notwendig eine Beteiligung des Zahnbeines bei der definitiven Erhärtung des Schmelzes in dem Sinne anzunehmen, dass ein Säftestrom vom Zahnbeine in die interprismatische Kittsubstanz stattfindet.
4. Die nur bei bleibenden Zähnen vorkommenden typischen Retziusschen Linien, die Konturstriche, sowie die auch bei Milchzähnen vorkommenden Konturbänder sind durch ein Stehenbleiben der Schmelzentwicklung auf einer frühen Entwicklungsstufe bedingt.
5. Die an Längsschliffen in den Konturstrichen an ausgebildeten Zähnen sichtbaren, treppenförmig angeordneten Prismendurchschnitte sind durch eine besondere Brüchigkeit der Prismen, nicht aber durch eine Richtungsänderung derselben bedingt.
6. Die Bildung der Schmelzprismen steht in einer viel innigeren Beziehung zu der vitalen Tätigkeit der Schmelzzellen, als die in vieler Beziehung ähnliche Bildung

der Prismenschicht der Muschelschalen zu den Epithelzellen des Mantelrandes.

7. Die Prismen des Schmelzes haben zwar eine globulitsch-wabige Struktur, sie zeigen aber Formbildungen, namentlich Druckformen, wie Epithelzellen und verdanken ihre Doppelbrechung nicht Krystallisationsvorgängen, sondern Spannungen.
8. Die typische Anordnung und Verlaufsrichtung der Prismen, insbesondere in den gekreuzten Schmelzlamellen der Nagezähne, ist durch eine ererbte Selbstdifferenzierung der Schmelzzellen bedingt; dagegen lassen sich die Querschnittsformen der Prismen direkt mechanisch erklären.

Wien im April 1905.

Literaturverzeichnis.

1. Andresen, Viggo: Beitrag zur Histologie des Schmelzes. Deutsche Monatschr. f. Zahnheilk., XX. Jahrg., August 1902.
2. Biedermann, W.: Über den Zustand des Kalkes im Crustaceenpanzer. Biol. Centralbl., XXI. Bd., No. 11 (S. 343).
3. Derselbe: Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, XXXVI. Bd., 1901.
4. Bütschli, O.: Untersuchungen über Strukturen etc. mit Atlas. Leipzig 1898.
5. v. Ebner, V.: Strittige Fragen über den Bau des Zahnschmelzes. Sitzber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math. nat. Cl., Bd. 99, Abth. III, Januar 1890, S. 57.
6. Derselbe: Über A. Frommes Einrichtung des Polarisationsapparates zu histologischen Zwecken. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie u. f. mikroskop. Technik, Bd. IX, 1892, S. 161.
7. Derselbe: Über eine optische Reaktion der Bindesubstanzen auf Phenole. Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien. M. n. Cl., Bd. 103, Abth. III, Juni 1894.
8. Derselbe: Histologie der Zähne in Scheffs Handbuch d. Zahnheilkunde, 2. Auflage, I. Bd., Wien 1902.
9. Derselbe: A. Koellikers Handbuch der Gewebelehre, III. Bd, 6. Auflage, Leipzig 1902.
10. Derselbe: Über die Kittsubstanz der Schmelzprismen. Deutsche Monatschr. f. Zahnheilk., XXI. Jahrg., Oktober 1903, S. 505.
11. Derselbe: Schmelzstruktur und Höllenstein. Ebenda XXII. Jahrg., Januar 1904.

12. Derselbe: Über das Hartwerden des Zahnschmelzes. Sitzb. d. k. Akad. d. W. in Wien. Math. nat. Cl., Bd. 112, Abth. III, Juli 1903, S. 191.
13. Derselbe: Das Hartwerden des Schmelzes. Vortrag. Oesterr. Zeitschr. f. Stomatologie, I. Jahrg.. 14. Hft., Dezember 1903, S. 453.
14. Grandis V. e Mainini C. Studi sui fenomeni chimici che hanno luogo nella cartilagine epifisaria etc. Archivio p. l. scienze mediche Vol. 24, N. 2, p. 49, anno 1900.
15. Heine, L.: Über Molybdänsäure als mikroskopisches Reagens. Zeitschr. f. physiol. Chemie, 22. Bd., S. 132, Jahrg. 1896/7.
16. Hoppe-Seyler in Virchows Arch., 24. Bd., 1862.
17. Kallhardt, H. Beiträge zum Durchbruch der bleibenden Zähne. Münchener Dissertation. Wien 1904 u. Oesterr.-Ung. Vierteljschr. f. Zahnhk., Hft. 1 u. 2.
18. Lilienfeld, L. u. Monti A.: Über die mikrochemische Lokalisation des Phosphors. Zeitschr. f. physiol. Chemie, 17. Bd., 1893, S. 410.
19. Miller, W., D.: Einige bei der Entkalkung des Schmelzes auftretende Erscheinungen. Deutsche Monatschr. f. Zahnheilk., XX. Jahrg. 1902, Maiheft. Haupttitel: Das Vorkommen eines Bakterienhäutchens auf der Oberfläche der Zähne und seine Bedeutung.
20. Preiswerk, G. Beiträge zur Kenntnis der Schmelzstruktur bei Säugethieren mit besonderer Berücksichtigung der Ungulaten. Dissert., Basel, 1895.
21. Römer, O. Untersuchungen über den feineren Bau einiger Muschelschalen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 75. Bd., 3. Hft., 1903.
22. Rudas, G. Beiträge zur Histologie des Zahnschmelzes. Mittheilung aus dem Institute Stephan v. Apáthy's. Vortrag. Különlenyomat a Stomatologiai Közlöny 1902, évi 7. számából.
23. Smreker, E.: Über die Darstellung der Kittsubstanz des Schmelzes menschlicher Zähne. Anatom. Anz., 22. Bd., 1903, S. 467.
24. Derselbe: Über die Form der Schmelzprismen menschlicher Zähne und die Kittsubstanz des Schmelzes. Arch. f. mikrosk. Anat. und Entwicklg., Bd. LXVI, 1905, S. 312.
25. Walkhoff, O.: Die vermeintliche Kittsubstanz des Schmelzes. Anatom. Anz., 23. Bd., S. 199.
26. Derselbe: Beitrag zur Lehre von der Struktur des Schmelzes. Deutsche Monatschr. f. Zahnheilk., XXI. Jahrg., Dezember 1903, S. 625.
27. Derselbe: Ergebnisse neuerer Arbeiten über die Schmelzstruktur. Ebenda XXII. Jahrg., März 1904.
28. Williams, J. L.: On the Formation and Structure of the Dental enamel. Dental Cosmos, Vol. 38.
29. Zsigmondy, O.: Beiträge zur Kenntnis der Entstehungsursache der hypoplastischen Schmelzdefekte. Transactions of the World's Columbian Dental Congress. Chicago 1894.
30. Derselbe: Über die Entstehung der Fissuren in der die Kauflächen überkleidenden Schmelzdecke bei Prämolar- und Molarzähnen. Oesterr. ungar. Vierteljschr. f. Zahnheilk., 19. Jahrg., 3. Hft., 1903, S. 318.

31. Sachse, Benno: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Schneidezähne bei Mus musculus. Deutsche Monatschr. f. Zahnheilk., XIII. Jahrg. 1895, S. 156 u. 205.
32. Tomes, John.: On the Structure of the Dental Tissues of the Order of Rodentia. Philosoph. Transact. of the Royal Soc. of London for the year 1850, Part II, p. 529.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II—V.

Tafel II.

Fig. 1. Mittelst einer Knochenzange isolierte Schmelzprismenstücke von einem Mahlzahne eines Erwachsenen a. Rinnenförmiges Prismenstück in schräger Aufsicht auf die Rinne b. Prismenstück mit anhängendem Flügel. Profilansicht. Vergr. 700.

Fig. 2. Primäre Schmelzprismen im Längsschliffe von der Oberfläche eines bleibenden lateralen Schneidezahnes vom 20 Monate alten Kinde (vergl. Fig. 25) Globulitische Struktur der Prismen. Vergr. ca. 1000.

Fig. 3. Junge noch schneidbare Schmelzprismen von einem nicht durchbrochenen Mahlzahne eines Frischlings (Wildschwein) durch Zerzupfen isoliert. a) Prisma mit Schrägbruch ohne Flügel; b) Prisma mit zersplittertem Flügel, Profilansicht; c) rinnenförmiges Prisma, Aufsicht auf die Rinne; d) Prisma mit in schräg stehende Nadeln zerspaltenem Flügel, Profil; e) Prisma mit teilweise abgebrochenem Flügel im Profil.

Fig. 4. Von einem Längsschliff durch einen Milchschneidezahn vom 20 Monate alten Kinde. Eine Prismengruppe in der Nähe des Zahnbeines mit schräg aufgesetzten Leisten: Interkolumnarbrücken von der Fläche gesehen zu vergleichen mit Fig. 13.

Fig. 5. Primäre Schmelzprismen von der Oberfläche desselben Zahnes wie Fig. 2 im Querschliffe. Globulitische Struktur.

Fig. 6. a) Junges Prisma vom Frischling durch Kochen mit verdünnter Kalilauge und Schütteln des ausgewaschenen Schmelzstückes in Wasser isoliert. Anhängende Flügel teilweise abgebrochen. b), c), d), stark abgeplattete Prismen von einem noch nicht durchgebrochenen Mahlzahn eines Kalbes durch Zerzupfen isoliert. Flügel im Profil in schräg stehende Nadeln zerspalten. e), u. f) Flache Prismen von der Kante gesehen scheinbar in längslaufende Nadeln zerspalten.

Fig. 7. Querschnitte von jungen Schmelzprismen von einer nicht entkalkten in Celloidin eingebetteten Schmelzkappe eines nicht durchgebrochenen Mahlzahnes vom Frischling. Methylblaufärbung: a) Reihen rinnenförmiger Schmelzprismen; b) verkalkte Blätter zwischen diesen Reihen. Vergr. ca. 1200.

Fig. 8. Schmelzsplitter von einem Mahlzahne des Erwachsenen mit dem Meissel abgesprengt. Interkolumnarbrücken im Profil.

Fig. 9. Von der Oberfläche eines Längsschliffes durch den bleibenden seitlichen Schneidezahn eines 20 Monate alten Kindes. Junge variköse Prismen. Vergr. ca. 700.

Fig. 10. Schmelzsplitter von demselben Zahne wie Fig. 8. Drei Prismen mit nach oben stehenden Höckerreihen (abgebrochene Flügel in der Aufsicht).

Fig. 11. a) Junge Schmelzprismen vom Frischling durch Schütteln in Wasser nach vorherigem Kochen in Kalilauge isoliert. Vier noch zusammenhängende Prismen, teilweise von einem verkalkten Häutchen bedeckt (vergl. den Querschnitt Fig. 7). b) Ein völlig isoliertes Häutchen bei stärkerer Vergrösserung.

Fig. 12. Von demselben Schliffe wie Fig. 9; a) Varikositäten der Prismen; b) Querstreifuug durch Ätzung (saure Schellaklösung) entstanden.

Fig. 13. Von demselben Schliffe wie Fig. 4; a) Zahnbein; b) Schmelzprismen mit Interkolumnarbrücken.

Fig. 14. Von demselben Schliffe Gegend eines Konturbandes (Breiter Retzius'scher Streifen); a) Unvollständig ausgebildete Prismen; b) Unregelmässige Lücken zwischen den Prismen.

Tafel III.

Fig. 15. Querschliff durch die Prismenschicht einer Steckmuschel (Pinna) mit conc. Ameisensäure $1^1/_2$ Minuten geätzt. Ätzfiguren teils gleichseitige Dreiecke (in den Prismen die genau senkrecht zur optischen Achse geschliffen sind) teils ungleichseitige Dreiecke (Prismen deren optische Achse zur Schliffebene geneigt ist). Innerhalb eines Prisma alle Ätzfiguren mit genau parallelen Seiten. (Beweis, dass die Prismen einheitliche Krystalle und nicht Sphaerokrystalle sind). Vergr. ca. 500.

Fig. 16. Vom Querschliffe eines Mahlzahnes vom Erwachsenen. Der Schliff mit Salzsäure oberflächlich geätzt, dann neuerdings etwas abgeschliffen und poliert. Eine Region mit polygonalen Prismen. a) Prismen durch die Ätzung gelöst, nur die Kittsubstanz erhalten; b) Prismen teilweise gelöst, wodurch ein leerer Raum zwischen Prisma und Kittsubstanz entstanden ist; c) Prismen an welchen die geätzte Oberfläche ganz weggeschliffen wurde.

Fig. 17. a) Querschliff von einem I. Mahlzahn vom 20 Monate alten Kinde. Harter Schmelz mit unregelmässigen Prismen und Schmelzkanälchen. Letztere schwarz. Vergr. 1000. b) Von einem Mahlzahn des Erwachsenen.

Tafel IV.

Die Figuren 18, 19, 21, 22, 23, 25, 26, 27 und 29 sowie Fig. 30, 31, 35, 36, 37 der Tafel V stellen Zahnschliffe auf Grund der Untersuchung im polarisierten Lichte dar. Optisch positiver Schmelz ist mit blauer, optisch negativer mit gelber, optisch neutraler Schmelz mit roter Farbe dargestellt. Zahnbein nur in Umrissen. Über die Art der Herstellung dieser Abbildungen muss auf den Text Seite 41 verwiesen werden.

Fig. 18. Sagittaler Längsschliff durch einen medialen unteren Schneidezahn vom neugeborenen Kinde. Die linguale Seite des Zahnes links; ebenso an den folgenden Figuren. Vergr. 9.

Fig. 19. Milchschneidezahn im Durchbruche. Vergr. 9.

Fig. 20. Milcheckzahn vom 20 Monate alten Kinde. Färbung mit Purpurin. Die nicht völlig verkalkten Partien des Schmelzes rot gefärbt besonders intensiv ein Konturband an der labialen Seite rechts. Ausserdem ist bei d) d) die oberflächlichste Zahnbeinlage dicht unter dem Schmelze tief rot gefärbt. Vergr. 9.

Fig. 21. Zweiter Milchmahlzahn vom 20 Monate alten Kinde. Die Konturbänder, soweit sie negativ doppelbrechend sind, durch graue Farbe hervorgehoben; auf der rechten Seite sind auch optisch neutrale (rote) und positive (blaue) Konturbänder. Vergr. 9.

Fig. 22. Voll bewurzelter, abgescheuerter Milchschneidezahn. Vergr. 9.

Fig. 23. Milcheckzahn vom neugeborenen Kinde. Vergr. 9.

Fig. 24. Bleibender medialer unterer Schneidezahn vom 20 Monate alten Kinde. Schliff in verdünntem Glyzerin angesehen um die relative Undurchsichtigkeit des positiven Schmelzes zu zeigen. Das Bild ist mit Fig. 25 zu vergleichen, welche denselben Schliff im polarisierten Lichte darstellt. Vergr. 8.

Fig. 25. Derselbe Schliff wie Fig. 24 im polarisierten Lichte. Vergr. 18.

Fig. 26. Bleibender Eckzahn vom 6-jährigen Kinde. Präparat von Dr. O. Zsigmondy. Vergr. 9.

Fig. 27. Medialer unterer bleibender Schneidezahn vom 5-jährigen Knaben. Vergr. 9.

Fig. 28. Erster oberer Milchmahlzahn vom 20 Monate alten Kinde. (eben im Durchbruche) Purpurinfärbung. Die nicht völlig verkalkten Schmelzpartien rot gefärbt. Vergr. 8.

Fig. 29. Unterer bleibender Eckzahn vom 5-jährigen Kinde. Vergr. 9.

Tafel V.

Fig. 30. Bleibender noch nicht durchgebrochener 1. Mahlzahn vom fünfjährigen Knaben. Vergr. 9.

Fig. 31. Bleibender zweiter unterer Backenzahn vom 5-jährigen Knaben. Die Polarisationsfarben auf der rechten Seite des Bildes grösstenteils nicht dargestellt, da der optische Charakter der Schmelzprismen nicht sicher erkennbar war. Vergr. 9.

Fig. 32. Derselbe Schliff in natürlichem Lichte nach Erythrolaccinfärbung.

Fig. 33. Noch nicht durchgebrochener Mahlzahn vom Frischlinge (mit leicht schneidbarem, mit Ausnahme einer dünnen Schicht am Zahnbeine unter den Höckern noch durchaus positivem Schmelze). Der schlecht schleifbare und daher vielfach abgesplitterte Schmelz mit Erythrolaccin überall rot gefärbt. Noch intensivere Rotfärbung zeigt das Zahnbein dicht unter dem Schmelze, doch fehlt diese Rotfärbung unter den Kronenhöckern. Dagegen ist die jüngste Zahnbeinschicht dicht an der Pulpahöhle ebenfalls rot gefärbt.

Fig. 34. Isolierte junge, positive Schmelzprismen mit flügelartigen Anhängen vom Frischling zwischen gekreuzten Nicols im Rot I. Ordnung einer Gipsplatte. A A Richtung der Polarisationsebene des Analysators, P P des Polarisators, M M der Additionsrichtung (erste Mittellinie) der Gipsplatte. a und b zwei Schmelzprismen in möglichst neutraler Stellung bei welcher sie jedoch noch teils steigende teils sinkende Polarisationsfarben zeigen; c Schmelzprisma in Additionsstellung; d in Subtraktionsstellung, wobei die Flügel fast neutral in der Farbe des Gipsgrundes erschienen. Vergr. ca. 300.

Fig. 35. Bleibender erster unterer Backenzahn vom 5-jährigen Knaben. Vergr. 9.

Fig. 36. Ein zweiter Schliff von demselben Zahn wie Fig. 35. Vergr. 9.

Fig. 37. Ein zweiter Schliff von demselben zweiten Backenzahne wie Fig. 31 und 32.

Fig. 38. Derselbe Schliff wie Fig. 37 in natürlichem Lichte mit Erythrolaccinfärbung. Vergr. 9.

Fig. 39. Querschliff von der Krone eines Mahlzahnes vom Erwachsenen. Alkohol-Fuchsin-Präparat von Dr. Smreker. Schmelzprismen grossenteils im Querschnitte mit Arkaden. Die Grenzen mit Farbstoff einprägniert, soweit der Schmelz nicht völlig hart und transparent ist. Vergr. ca. 500.

Fig. 40. Querschliff von der Krone eines Mahlzahnes vom Erwachsenen. Präparat von Dr. Smreker. Alkohol-Fuchsin. D Dentin, S Schmelz, b, b Büschelartig angeordnete mit Farbstoff erfüllte Spalträume, welche von der Dentinoberfläche ausgehend gegen die mittleren Schmelzlagen zwischen den Prismen sich allmählich verlieren. Vergr. ca. 120.

Aus dem k. k. hygienischen Institute des Prof. Dr. Gust. Kabrhel in Prag.

Cytologische Untersuchungen über die roten Blutkörperchen.*)

Von

Dr. Vladislav Růžička, Assistent am Institute.

Hierzu Tafel VI und VII.

I.

Wabenstrukturen in den Froscherythrocyten.

Hensen[1]) hat die Beobachtung gemacht, daß der Kern der roten Blutscheiben des Frosches von einer körnigen Substanz umgeben ist, von welcher aus feine Fäden zur Peripherie ausstrahlen.

Foà[2]) beschrieb in denselben ein grossmaschiges Netz von feinen und glatten Fäden, welches den ganzen Körper der Blutscheibe gleichmässig ausfüllte und mit dem Kerne verbunden war.

Ich[3]) besprach das Vorkommen von Netzstrukturen in Froscherythrocyten nach Färbung mit Methylenblau (in dünner Wasserlösung oder in Staubform), wobei ich aufmerksam machte, dass die Konfiguration des Netzes in verschiedenen Präparaten variiren kann. Des speziellen beschrieb ich grossmaschige Netze (in der Art der von Foà gesehenen) mit Körnern an den Verbindungspunkten der Fäden oder ohne dieselben und ein äusserst feinmaschiges und feinbälkiges Netz, welches vom Kerne ausging und bis zur Peripherie des Blutkörperchens reichte, wobei es an der Peripherie dichter d. h. kleinmaschiger als in der Umgebung des Kernes erschien. Diese letztere Form der Netzstruktur sah ich besonders dann, wenn ich auf einem mit Methylenblau bestaubten Objektglas einen Tropfen unverdünnten Blutes mit dem

*) Der Kaiser Franz Joseph Akademie der Wissenschaften in Prag übergeben am 6. April 1905.

[1]) Untersuchungen zur Physiologie der Blutkörperchen etc. Zeit. f. wiss. Zool. 11. 1862.

[2]) Beitrag zum Studium der roten Blutkörperchen der Säugetiere. Zieglers Beitr. V. 1889.

[3]) Beitrag zur Kenntnis des Baues der roten Blutkörperchen. Anat. Anz. XXIII. 1903.

Deckglase eindeckte und mit Vaseline umrahmte — jedoch erst zwei bis mehrere Stunden und Tage nach der Anfertigung des Präparates.

Meves[1]) prüfte diese meine Angabe, konnte aber das von mir beschriebene Netzwerk nicht darstellen, sondern sah nur kurze körnige Fädchen, die sich — im Falle, dass eine grosse Anzahl derselben vorhanden ist — zu einem gerüstähnlichen Gebilde zusammenlagern können. Meves glaubt meine Bilder als durch Einwirkung des Methylenblaues auf die Stoffe des Zellkörpers entstandene und durch dasselbe gefärbte Niederschläge interpretieren zu dürfen und beruft sich dabei auf Pfeffers vitale Färbungsversuche.

Auf die von mir beschriebenen Netzstrukturen werde ich weiter unten zu sprechen kommen. Die von Meves ausgesprochene Vermutung über die Art ihrer Entstehung halte ich jedoch für gänzlich ausgeschlossen. Ich habe mir durch mehrjähriges Studium vitaler Färbungsvorgänge eine solche Vorstellung von den Beziehungen des Methylenblaues zu dem zu färbenden Substrate gebildet, welche sich mit der obigen Vermutung von Meves in keiner Weise deckt. Die Gründe kann ich an dieser Stelle nicht auseinandersetzen und erlaube mir, diesbezüglich auf meine vorausgegangenen Publikationen[2]) aufmerksam zu machen. Nur soviel möchte ich bemerken, dass das Methylenblau im lebenden Protoplasma (wenn es einmal eine Färbung desselben hervorruft) durchaus keine Niederschläge bildet. In der von mir bei dem Studium der Blutkörperchenstruktur angewendeten Konzentration ist jedoch überhaupt eine Färbung des lebenden Protoplasmas ausgeschlossen[1]), so dass der Hinweis Meves' auf die Versuche von Pfeffer ein durchaus unangebrachter ist. Da sich also erst abgestorbene Erythrocyten in meinen öfters erwähnten Versuchen mit dem Methylenblau färben konnten, so muss die Entstehungsweise der von mir dargestellten Bilder eine andere gewesen sein, als Meves vermutete. Ich halte diese Strukturen für solche,

---

[1]) Über die Wirkung gefärbter Jodsäure auf die roten Blutkörperchen der Amphibien. Anat. Anz. Bd. 26. 1905.

[2]) Über tinktorielle Differenzen zwischen lebendem und abgestorbenem Protoplasma. Pflügers Archiv für die ges. Physiologie 1905. Zur Theorie der vitalen Färbung. Zeitschrift für wiss. Mikroskopie 1905.

welche den in warmen Solen durch Abkühlung erstarrenden analog sind, wie dies durch die Versuche von Hardy[1]) dargetan worden ist.

Übrigens hat eine Reihe von italienischen Autoren, über deren Resultate leider sehr wenig in die Zentralblätter gedrungen ist, mit Hilfe von Methoden, welche mit der von mir angewendeten im Prinzipe vollkommen kongruent sind, netzförmige Kornfadenstrukturen in den Erythrocyten des Frosches u. A. darzustellen vermocht.[3])

Freilich konnte ich[2]) den Nachweis führen, dass die von diesen Forschern (besonders Negri) gesehenen Bilder nicht den ursprünglich in den Blutkörperchen auftretenden Strukturen, sondern erst Veränderungen derselben entsprechen. Diese Veränderungen äussern sich durch Umwandlung des ursprünglich glattfädigen Netzwerkes in ein solches mit gekrümmten und von Körnern besetzten Balken; die Maschen dieses Netzwerkes lösen sich später auf, so dass ein Kornfadenfilzwerk in Sicht tritt, das sich schliesslich zu einem Körnerhaufen umwandelt.

Der eben geschilderte Vorgang ist an Froschblutkörperchen, wie ich vermute, zum erstenmale von Lavdowsky[3]) gesehen worden und zwar nach Einwirkung der Jodsäure. Diesem Umstande ist es wohl auch zuzuschreiben, dass sich derselbe bei Lavdowsky so rasch abwickelte, während er in meinen Versuchen ohne jeden Zusatz von Reagentien einen Zeitraum von zirka 60 Stunden in Anspruch nahm.

Meves, welcher den Versuch von Lavdowsky wiederholt hat[4]), fand in dem dabei zur Beobachtung gelangenden Netzwerke „nicht soviel Zusammenhänge der Fäden untereinander, als er nach Lavdowskys Schilderung erwartet hätte, häufig sogar keine, so dass die Bezeichnung „Netz“ unzutreffend erscheint.“ Meves gibt jedoch zu, daß der Zustand des intracellulären Fadenwerkes möglicherweise schon ein durch Reagentienwirkung ver-

[1]) Journal of physiology. 24. 1899.

[2]) Siehe darüber meine Arbeit: Weitere Bemerkungen zur Frage von der Struktur der Erythrocyten. Bulletin internationale de l'Acad. des Sc. de Bohême. 1904.

[3]) Blut und Jodsäure und der sogenannte Chemotropismus. Zeit. f. wiss. Mikroskopie X. 1893.

[4]) Anat. Anz. 26. 1905. Nr. 4/5.

änderter war, worüber ich mit Hinblick auf meine eigenen Erfahrungen keine Zweifel hege.

Im übrigen ist es mir klar, dass selbst die von Lavdowsky abgebildeten Netzwerke bereits Veränderungen des ursprünglichen entsprechen. Dies ergibt sich aus einem Vergleiche mit meinen Abbildungen.

Hervorzuheben ist freilich die Schwierigkeit, ein noch unverändertes Netzwerk unter Anwendung der bis jetzt zu Gebote stehenden Methoden zu Gesichte zu bekommen.

Die Frage der Konfiguration des Netzwerkes in den Froscherythrocyten ist also noch keineswegs klargestellt. Fehlt es ja doch selbst nicht an Stimmen, welche die Existenz einer Netzstruktur in den Blutkörperchen überhaupt verneinen.

Während ich in denselben ein vollkommenes Netzwerk sah, welches den ganzen Zellkörper ausfüllte, mit dem Kerne in Verbindung stand, und an der Peripherie dichter war als beim Kerne, konnte Meves[1]) nur eine fibrilläre Struktur nachweisen, ein Fadenwerk, welches um den Kern, besonders an den Polen desselben dichter angesammelt war. In ähnlicher Weise schildert Meves dasselbe auch nach Einwirkung der Essigsäure[2]); nur soll es dabei häufig durch einen körnigen Niederschlag mehr oder weniger verdeckt sein. In einer Anmerkung fügt dieser Forscher noch folgendes hinzu: „Ich möchte nicht glauben, dass dieses Fadengerüst ein Gerinnungsprodukt darstellt; es dürfte vielmehr am unveränderten Blutkörperchen durch das Haemoglobin verdeckt werden.“ Meves dürfte übersehen haben, dass das, was ihm hier als möglich erscheint, ich bereits im Jahre 1903 (Anat. Anz. Bd. 23. S. 308 ff. und Fig. 14) als Tatsache geschildert habe. Ausser der Frage des morphologischen Verhaltens der in den Froschblutkörperchen enthaltenen Netzstrukturen sind noch andere zu lösen, welche sich auf den Zusammenhang der darstellbaren Strukturen der Erythrocyten mit der Statik derselben beziehen.

Bekanntlich hat Dehler[3]) an den Blutkörperchen des Hühnerembryos mit Hilfe der Eisen-Haematoxylinfärbung den

[1]) Die Hünefeld-Hensenschen Bilder der roten Blutkörperchen der Amphibien. Anat. Anz. 24. 1904. Nr. 18.

[2]) Zur Wirkung von Säure auf die roten Blutkörperchen der Amphibien. Anat. Anz. 25. 1904. Nr. 9/10.

[3]) Beitr. zur Kenntnis des feineren Baues der roten Blutkörperchen beim Hühnerembryo. Arch. für mikr. Anat. 46. 1895.

sogenannten Randreifen entdeckt und beschrieben, welche Entdeckung von Nicolas, Heidenhain und Meves bestätigt worden ist. Während man aber den Randreifen früher für homogen hielt, zeigte Meves[1]) mit Hilfe des Gentianavioletts, dass er aus einer Anzahl von parallel verlaufenden Fäden besteht.

Bei dem Froscherythrocyten soll der Randreifen nach Meves[2]) nur schmal sein.

Der Randreifen wird von demselben Forscher[3]) als ein elastisches Gebilde aufgefasst und mit samt der Oberflächenspannung für die Erhaltung der elliptischen Scheibenform des Amphibienblutkörperchens verantwortlich gemacht. Seine Ausführungen beziehen sich jedoch auf das Salamanderblutkörperchen, wo er ausser dem fädigen Randreifen keine andere fibrilläre Struktur nachweisen konnte, ein oberflächliches Netz, das seiner Vermutung gemäss aus Mitochondrien zusammengesetzt wird[4]) ausgenommen. Manchmal nur findet er um den Kern herum einige intracellulare Fadenschleifen, die jedoch ganz frei sind und zu keiner Netzbildung zusammentreten. Ganz ähnliche Gebilde bildet Meves vom Froscherythrocyten ab (l. c. Fig. 1.)

Da mir die Untersuchungen über die feinere Zusammensetzung des Froschblutkörperchens, die ich seit dem Erscheinen meiner obcitirten Arbeit weitergeführt habe, klargelegt haben, dass die Bilder von Meves nur einem Teile der tatsächlichen Strukturverhältnisse des Froscherythrocyten gerecht werden, so schreite ich zur Publikation meiner Ergebnisse.

Die Fragen, welche ich mir vor allem gestellt habe, lauten:

Welches ist das morphologische Verhalten des in den Froschblutkörperchen darstellbaren Netzwerkes?

In welchen Beziehungen steht dasselbe zu Dehlers Randreifen?

Da zur Entscheidung dieser Fragen die von mir früher gebrauchten Methoden nicht ausreichen konnten, so habe ich, um brauchbarere zu erlangen, zeitraubende Versuche angestellt, die mich jedoch schliesslich zum Ziele geführt haben. Die Prinzipien

[1]) Anat. Anz. Ergänzungsheft zum Bd. 25. 1904.

[2]) Anat. Anz. 24. 1904. S. 469.

[3]) Anat. Anz. 24. 1904. Nr. 18.

[4]) Anat. Anz. 26. 1905. Nr. 4/5.

auf welchen meine neuen Methoden konstruiert sind, werde ich jedoch des weiteren nicht zur Diskussion bringen, da sie klar vorliegen.

Ich gehe nunmehr in der folgenden Weise vor.

Die rite angefertigten Blutpräparate lasse ich lufttrocken werden; sodann entferne ich das Hämoglobin mit Hilfe einer Mischung des Prager Leitungswassers mit destilliertem Wasser zu gleichen Teilen, das ich dreimal über das mit Blut bestrichene Deckgläschen langsam fliessen lasse; darauf fixiere ich mit konzentriertem wässerigem Sublimat. Es folgen: gründliche Abspülung in fliessendem Leitungswasser; Beizung in 5 %iger Lösung von salpetersaurem Natron; nochmaliges gründliches Waschen in fliessendem Leitungswasser; Färbung in einem Gemische von zwei Teilen einer 5 %igen Karbollösung mit einem Teile einer 1 %igen Chinablaulösung in Wasser; Abspülen mit Wasser; Trocknen; Einschluss in Kanadabalsam oder Cedernöl.

Ich will keineswegs behaupten, dass die durch diese Methode darstellbaren Bilder genau den intravitalen Verhältnissen entsprechen; im Gegenteile halte ich sie, besonders durch die — wenn auch nicht sehr intensive — Einwirkung des Wassers, für bedeutend deformiert, wozu auch noch die Einwirkung der verschiedenen bei dem zitierten Verfahren in Gebrauch tretenden chemischen Stoffe hinzutritt. Trotzdem erscheint mir diese Methode für den vorliegenden Zweck immerhin recht brauchbar, da sie, wenn auch nicht mit absoluter Sicherheit, so doch in vielen Fällen, viel leichter zum Ziele führt, als das von mir früher angewendete supravitale Färbungsverfahren, und — was mir besonders wichtig erscheint — nach einiger Einübung und entsprechender Berücksichtigung einiger Momente, von welchen ich besonders die Entfernung des Hämoglobins erwähne, zu analogen Resultaten, wie jenes, führt. Zu bemerken hätte ich, dass in Folge der obigen Behandlung die Blutzellen des öfteren mit einem feinkörnigen (metachromatisch sich färbenden) Niederschlage zum Teil oder ganz erfüllt sein können, durch welchen dann die eigentliche Struktur verdeckt werden kann. Solche verunstaltete Blutzellen sind natürlich von der Beobachtung auszuschliessen.

Um nun zur Beantwortung der ersten mir gestellten Frage zu schreiten, so zeigt Fig. 1, Taf. I jene zarte, zierliche Netzstruktur, welche Meves unter Verwendung meines ersten Verfahrens, mit

dessen Hilfe ich sie entdeckt habe, sich, seiner Angabe gemäss, vergeblich bemühte darzustellen. Dieselbe ist freilich nicht so oft zu finden, wie diejenige, über welche ich weiter unten berichten werde. Trotzdem scheint sie mir der Beachtung wert zu sein und zwar aus mehreren Gründen. Nicht der allerletzte ist die auffallende Übereinstimmung dieses, mit Hilfe eines relativ komplizierten Verfahrens dargestellten Strukturbildes mit demjenigen, das ich früher durch so einfache Mittel erlangt habe.[1]) Weiterhin mache ich darauf aufmerksam, dass der Aufbau dieser Struktur den allgemeinen Bauprinzipien von Wabenstrukturen im Sinne von Bütschli[2]) vollkommen entspricht; ganz besonders möchte ich die Aufmerksamkeit auf die auffallend schön ausgebildete Alveolenrandschicht an der Peripherie und um den Kern herum lenken. Das Wabenwerk des Cytoplasma ist mit dem Kerne in unmittelbarer Verbindung, in der allgemeinen Faktur d. h. der Wabenanordnung ziemlich gleichmässig, und im Gegensatze zu Meves Angabe, jedoch in Übereinstimmung mit meiner früheren[3]) an der Peripherie etwas dichter, als in der Umgebung des Kernes. Bemerkenswert erscheint mir, dass an diesem Strukturbilde nichts von einem Randreifen zu sehen ist. Ausserdem möchte ich noch erwähnen, dass an der Flachseite des Blutkörperchens oberflächlich gelegene einzelne dunkelgefärbte Körnchen zu bemerken sind, die sich manchmal zu geradlinigen oder gekrümmten Reihen gruppieren können.

Die Mehrzahl der mit meinem neuen Verfahren darstellbaren Strukturen in den Froscherythrocyten zeigt jedoch einen in den Détails von dem oben geschilderten Typus etwas abweichenden Aufbau. (Fig. 2 bis 6. Taf. I.)

Derselbe ist im Prinzipe gleichfalls wabig; doch sind die Waben von ungleicher Grösse und etwas anderer Form. Während der Kern von einer Anzahl grosser bläschenförmiger Waben umgeben wird, die den größten Teil des Zellkörpers ausfüllen, reihen sich an dieselben kleinere Alveolen von mehr oder weniger unregelmässiger Gestaltung um die Peripherie der Blutscheibe herum. In vielen Blutkörperchen sieht man deutlich, dass diese Waben-

---

[1]) Siehe Anat. Anz. Bd. 23. 1903. Fig. 6, 7, 8, S. 300 und Fig. 15, 16, 17 S. 305.

[2]) Unters. über mikrosk. Schäume und Protopl. Leipzig. 1892.

[3]) Anat. Anz. 23. 1903.

struktur aus zwei (an der Peripherie auch mehr) übereinander liegenden Etagen von Alveolen besteht, deren Wände mit dem Kerne in direkter Verbindung stehen. Diese Verbindung stellt sich in der Projektion als Endigung der Netzfasern mit keulenförmigen Anschwellungen in die Kernperipherie dar. Da bei meinem Verfahren der Kern dunkelgefärbt erscheint, so kann man diese Anschwellungen deutlich sehen; bei eventuellen Zerreissungen der Wabenwände markieren sie die Anheftungsstellen der Wabenwände am Kerne.

Der oben erwähnte, sich metachromatisch färbende Niederschlag kann des öfteren einen Teil der Struktur verdecken; ganz besonders oft kommt das bei den peripherischen Alveolen vor, sodass manchmal fast der ganze Zellkörper von distinkt gefärbten Alveolenwänden durchsetzt erscheint, bis auf einen peripherischen Reifen, welcher von dem die äussersten feinen Aveolen, in welchen er sich offenbar leicht verfängt, deckenden Niederschlage gebildet wird. Dieser Reifen kann von verschiedener Dicke sein.

Manchmal kann man bereits in diesem Reifen hie und da die Andeutung einer fädigen Struktur erhaschen, indem gewöhnlich leicht gebogene Fäden in Sicht treten, die ungefähr parallel zur Peripherie des Blutkörperchens zu verlaufen scheinen. Eine Identifizierung dieser Fäden mit dem Randreifen Dehlers schiene, in Anbetracht der Befunde von Meves, dem ersten Anblicke nach, nicht unangebracht.

An Blutscheiben, an welchen die Peripherie frei von dem Niederschlage ist, kann man sich jedoch überzeugen, dass diese letzterwähnten Fäden keineswegs dem Randreifen entsprechen, zu mindest nicht in der, seit Meves Untersuchung bekannten Form. Bekanntlich schildert dieser Forscher denselben als entweder aus einer grossen Anzahl parallel verlaufender Fäden oder aus einem um die Peripherie herumgewickelten Faden gebildet, der im Umschlagsrand einer angeblich zwischen dem Randreifen und dem Kerne befindlichen Membran liegen soll.[1])

An meinen Präparaten sehe ich dagegen, dass die radiär vom Kerne ausstrahlenden Strukturhauptfäden, die als Projektion von Wänden der um den Kern gelagerten Waben aufzufassen sind, sich in einer gewissen Entfernung von der Peripherie dicho-

[1]) Anat. Anz. 24. 1904. S. 471.

tomisch teilen, wobei sich die zum Teil arkadenförmig gegen die Peripherie hervorgewölbten Zweige nebeneinander liegender Hauptfäden verbinden und scheinbar verflechten, ein System unregelmässig gestalteter oder (hauptsächlich an dem äussersten Rande) parallel zur Peripherie in die Länge gezogener und zugleich eingeengter Waben an der Peripherie des Blutkörperchens bildend.

Diese äusserste Schicht in die Länge gestreckter, abgeplatteter Waben ist es offenbar, welche beim Froschblutkörperchen dem Randreifen entspricht. Es handelt sich also bei dem Froschblutkörperchen um keinen Randreifen im Sinne von Meves, sondern um ein peripheres System von parallel zur Peripherie der Blutscheibe plattgestreckten Waben.

In Anbetracht dieser Tatsache erscheint es klar, dass v. Ebner vollkommen im Rechte ist, wenn er den Randreifen als verstärkte Ektoplasmaschicht bezeichnet[1]), wiewohl Meves dies für unzulässig erklärte.[2]) Meine neuen Beobachtungen sprechen in überzeugender Weise für Ebners Auffassung.

Wir sehen somit, dass sich — wie die obigen Ausführungen zeigen — bezüglich der allgemeinen Strukturprinzipien auch das Froschblutkörperchen in das von Bütschli konstruierte Schema einfügen lässt.

Ob die zwei von mir konstatierten Strukturtypen in irgendwelcher Weise zusammenhängen, welches ihre Bedeutung ist, habe ich vorläufig nicht weiter untersucht. Die Angaben beziehen sich auf Winterfrösche.

Durch die Feststellung eines wabigen Baues werden manche Beobachtungen, die sonst kaum erklärlich schienen, der Erklärung näher gerückt.

Ich habe z. B. in meiner ersten Arbeit eine Beobachtung geschildert, nach welcher ein Leukocyt durch Aussendung eines Pseudopodiums den Zellkörper eines Froscherythrocyten bis zum Kern eindrückte, ja den Kern selbst etwas zur Seite drängte, woraus ich besonders auch darauf schloss, dass die Konsistenz der roten Blutscheibe derjenigen des Leukocyten zumindest gleich kommen müsse. Da aus verschiedenen Gründen der Zustand des

[1]) Köllikers Handbuch 3. 1902. S. 743.

[2]) Anat. Anz. 25. 1904. S. 241. Anmerkung.



nackten Protoplasma für flüssig angesehen wird, so müsste man, der obigen Beobachtung gemäss, auch für die Erythrocyten dasselbe annehmen. Nun aber ist zu erwägen, dass bei vielen Infusorien, denen allem Anscheine nach, ein ähnlicher Aggregatzustand zukommt wie den roten Blutkörperchen, schon seit längerem der wabige Aufbau bekannt ist.

Noch eine weitere Beobachtung kann ich zu Gunsten der Annahme anführen, dass der Zustand der Froschblutscheiben ein flüssiger ist und dass man berechtigt ist, in denselben einen wabigen Bau vorauszusetzen. Vor zwei Jahren konnte ich nämlich das von Hämosporidien infizierte Blut eines Winterfrosches in lebendem Zustande untersuchen. Bei der Verfolgung des Austrittes der Parasiten aus der Blutscheibe machte ich nun damals die nachfolgende Beobachtung. Jedes heraustretende Hämosporidium zog, oft auf weite Strecken (zwei- bis dreimalige Länge des Blutkörperchens) hin einen Faden gelblicher Farbe aus. (Fig. 9. Taf. II.) Dieser Faden riss schliesslich durch, als sich das Hämosporidium genügend weit entfernt hatte. Am Blutkörperchen persistierte derselbe oft als auffallend in die Länge gezogener Ausläufer, dessen Ursprung ich mir nicht erklären konnte, solange ich seine schrittweise Bildung durch den Austritt des Parasiten nicht direkt gesehen habe. (Fig. 10, Taf. II.) Manchmal kam es vor, dass der Faden an mehreren Stellen riss; die abgetrennten Teilstücke rundeten sich schliesslich ab.

Diese Beobachtung von Fadenbildung aus mechanischen Ursachen (in meinem Falle durch Austritt der Parasiten aus den Blutkörperchen) erinnert lebhaft an die bekannten Versuche von Rhumbler, welcher eine ähnliche Fadenbildung mit Hilfe von Glasnadeln bei Amoeben herbeizuführen vermochte und ist mit denselben, was die mechanische Weise der Fadenausbildung betrifft, analog.

Nun aber beweist die Fähigkeit einer colloiden Lösung, durch Ausziehen Fäden zu bilden, nach Quincke[1]), welcher sich mit dem Studium dieser Verhältnisse in physikalischer Hinsicht speziell befasst hat, dass in derselben sichtbare oder unsichtbare Schaumstrukturen vorhanden sein müssen.

[1]) Oberflächenspannung an der Grenze wässeriger Kolloidlös. von verschiedener Konzentration. Annal. der Physik. 10. 1903.

Diese werden nun in den Froschblutkörperchen durch meine obenerwähnte Methode dargestellt.

Des weiteren möchte ich noch das nachfolgende hervorheben. Hamburgers[1]) Versuche über die quantitative Volumsbestimmung der roten Blutkörperchen haben bekanntlich zu dem Schlusse geführt, dass in denselben eine Substanz vorhanden sein muss, welche am wasseranziehenden Vermögen keinen Anteil besitzt. Hamburger[2]) wurde zu der Vorstellung geführt, dass die Blutzelle aus einem feinen Gerüst (Protoplasma) besteht, zwischen welchem die intracellulare Flüssigkeit (Paraplasma) verteilt ist. Das Protoplasma hat nach Hamburger am Wasseranziehungsvermögen keinen Anteil. Es ist also nur die intracellulare Flüssigkeit, welche Quellung der Zelle durch hypisotonische und Schrumpfung durch hyperisotonische Lösungen herbeiführt. Da bei meinem Verfahren die Blutkörperchen mit dem Prager Leitungswasser, das mit destilliertem verdünnt war, also mit einer etwas hypisotonischen Lösung, behandelt werden, so sollten die gequollenen Blutscheiben ein der Voraussetzung Hamburgers entsprechendes Strukturbild vorweisen. Indem ich in den Fig. 7 und 8, Taf. I solche gequollene Blutkörperchen abbilde, brauche ich die Übereinstimmung ihrer Strukturverhältnisse mit den theoretischen Ausführungen Hamburgers nicht erst zu betonen.

Schliesslich muss ich noch eines Momentes gedenken. Um die grössere Aufnahmefähigkeit der (ellipsoiden) Vogelblutkörperchen für das Wasser zu erklären, hat Hamburger unter anderm auch die Vermutung aufgestellt, dass wohl in denselben einige grössere Waben vorkommen[3]).

Hühnerblutkörperchen habe ich nun zwar nicht untersucht; da aber das Froschblutserum mit mehr als 200 % Wasser verdünnt werden muss, ehe der Farbstoffaustritt aus den Froscherythrocyten in Sicht tritt,[4]) so sind die Aufnahmeverhältnisse des Wassers in den Froschblutkörperchen denjenigen in den Hühnererythrocyten analog. Es spricht nun gewiss für eine grosse Präzisität der Deduktionen Hamburgers, dass ich — meiner früher gegebenen Beschreibung gemäss, in den Froschblutscheiben

[1]) Arch. für Anat. und Physiol. 1898. S. 317. — ibid. 1899, S. 465.

[2]) Osmotischer Druck etc. I. S. 341.

[3]) Osmotischer Druck etc. I. S. 357.

[4]) Ibid. St. 201.

tatsächlich und zwar in der Umgebung des Kernes grössere Waben zu konstatieren in der Lage bin. Dieselben sind bereits auch in meiner ersten Arbeit, besonders in Fig. 6 und 8 klar zu sehen.

Gleichzeitig zeigen uns diese weitgehenden Übereinstimmungen, dass mein neues Darstellungsverfahren, so tiefgreifend auch die von demselben verursachten Veränderungen in den Blutkörperchen sein mögen, bezüglich der Protoplasmastruktur, die wohl auch intravital bestehenden Verhältnisse in bedeutendem Maße zum Ausdruck zu bringen vermag.

II.

Wabenstrukturen in Meerschweinchenerythrocyten.

Bearbeitet man Meerschweinchenblut nach der im ersten Absatze dieser Arbeit mitgeteilten Methode, so wird man vor allem durch die Tatsache überrascht sein, dass dadurch eine Färbung der Erythrocytenstromata veranlasst wird. Dieselben erscheinen, da das zur Entfernung des Hämoglobins verwendete Wasser nur wenig von einer isotonischen Flüssigkeit abweicht, bezüglich der Form gewöhnlich gut konserviert, sind diffus lichtblau gefärbt und lassen manchmal dunkelgefärbte winzige Körnchen erkennen, die beliebig lokalisiert sein können und nicht zahlreich sind. Falten der Oberfläche, in welchem sich der Farbstoff verfangen hat, können des öfteren bei ungenauer Durchmusterung Strukturen vortäuschen, sind jedoch bei näherem Zusehen als Faltenbildungen leicht zu erkennen. Im sonstigen erscheinen die Schatten der roten Blutkörperchen völlig strukturlos.

Um im Erythrocytenstroma eine Differenzierung darzustellen, ist es notwendig, mein oben zitiertes Verfahren in zweckmässiger Weise zu modifizieren.

Diese Modifikation besteht in der Anwendung von verdünnter Säure.

I. Ich behandelte die Präparate zum Teil nachfolgend. Die lufttrockene Blutschichte übergoss ich mit einer Mischung von zwei Dritteln Prager Leitungswasser mit einem Drittel destillierten Wassers, liess verdünnte Essigsäure folgen, fixierte dann mit Sublimat und färbte mit Karbolchinablau. Bereits diese Präpara-

tionsweise ergab gute Präparate. Doch erhält man vielleicht noch schönere, wenn man in der nachfolgenden Weise vorgeht.

II. Die Blutschichte lässt man lufttrocken werden, übergiesst sie mit 7%iger Salzsäure, spült mit Wasser gut ab, fixiert mit Sublimat, wäscht in fliessendem Wasser und färbt sodann mit Karbolchinablau. (Die Zeit der Säureeinwirkung ist für jede Blutprobe separat zu eruieren, wobei auf die möglichst gleichartige Blutbeschickung der einzelnen Präparate zu achten ist).

Diese Präparationsweise ergibt eine prachtvolle Differenzierung der Erythrocytenstromata zu einer wabigen Struktur.

Das Strukturbild ist nicht in allen Blutkörperchen gleich (Fig. 11. Taf. II). Es kommen Erythrocyten vor, die ganz (16) oder fast ganz (15) von einem kleinwabigen Inhalte erfüllt sind und wiederum solche, die nur an der Peripherie einen Reifen kleiner Waben aufweisen (4, 6, 7, 8. 10), während im Innern eine oder wenige verhältnismässig grosse Alveolen vorkommen. Zwischen diesen zwei extremen Typen sind alle möglichen Übergänge anzutreffen, sodass die Strukturbilder eine ziemliche Abwechslung bieten.

Durch die Zugänglichmachung dieser Strukturverhältnisse wird die Lösung einiger Fragen der Bluthistologie und einiger allgemeinerer cytologischen Probleme nähergerückt, von welchen ich besonders die Frage der Umwandlung gekernter Erythrocyten in kernlose erwähne; ich unterwarf diese Fragen mit Hilfe meiner neuen Methode einer erneuten Untersuchung und werde baldigst meine Resultate bekannt geben.

Vorläufig interessiert uns hauptsächlich die cytologische Tatsache, dass auch in den roten Blutkörperchen des Meerschweinchens eine Wabenstruktur und zwar, wie mein Verfahren zeigt, auf eine sehr einfache Weise dargestellt werden kann.

Freilich ist dieselbe von derjenigen der Froschblutkörperchen in Form und Anordnung ziemlich verschieden. Vor allem fehlt in den Meerschweinchenblutzellen die Anknüpfung des Wabenwerkes an den Kern, der ja in reifen Meerschweinchenerythrocyten nicht vorhanden ist, sodass die Waben das ganze Körperchen kontinuierlich ausfüllen; ein zweiter Unterschied besteht in der Grösse der Waben, die zum grossen Teil absolut kleiner erscheinen, als im Froschblutkörperchen.

Eine Übereinstimmung im Baue kann darin erblickt werden, dass bei beiden Erythrocytenarten die grösseren Waben gewöhnlich im Zentrum, die kleineren aber an der Peripherie gelagert erscheinen.

Mit Bezug auf die Tatsache, dass die Meerschweinchenerythrocyten vorwiegend absolut kleinere Waben besitzen als die Froscherythrocyten, erlaube ich mir, auf das Nachfolgende aufmerksam zu machen.

Nach Hamburgers Versuchen ist die Wasseraufnahmefähigkeit der Pferde- und wohl überhaupt der Säugererythrocyten bedeutend kleiner als diejenige der, wie ich oben bereits ausgeführt habe, den Froschblutscheiben in dieser Beziehung analogen Hühnerblutkörperchen. Zur Erklärung dieses Umstandes führte Hamburger unter anderem auch die Annahme an, dass bei den letzteren der Inhalt jeder Wabe grösser sein müsse, als bei den ersteren[1]), resp. den Säugern überhaupt, womit meine Resultate bezüglich der Meerschweinchenblutscheiben auf das beste übereinstimmen.

In meiner ersten Arbeit habe ich in Fig. 9 eine Anzahl Meerschweinchenerythrocyten abgebildet, welche mit den von mir nunmehr mit einem ganz anderen Verfahren dargestellten, zum Teile, d. h. dort, wo sie den feineren Aufbau deutlich erkennen lassen, übereinstimmende Strukturen aufweisen.

III.

Der eigentliche Charakter der Stromata und die biologische Stellung der Säugetiererythrocyten.

Es wäre überflüssig, in diesem Augenblicke die Geschichte und die Entwicklung der Diskussion, welche sich über die biologische Bedeutung der roten Säugetierblutkörperchen entsponnen hat, zu behandeln. Es genügt, darauf hinzuweisen, dass schliesslich eine Einigung nach der Richtung hin erzielt worden ist, dass man die Erythrocyten als Rudimente von Zellen ansieht. Diese Anschauung hat sich vorwiegend auf dem Boden von Gründen negativen Charakters entwickelt. Das eigentliche Wesen der fraglichen Rudimente wurde jedoch nicht so scharf determiniert, um alle Zweifel zu bannen.

---

[1]) Osmotischer Druck etc. I., S. 356.

Die Ergebnisse meiner Forschungen über die Struktur der Erythrocyten haben mich veranlasst, den biologischen Charakter dieser Elemente näher zu untersuchen.

Mit Bezug auf die, selbst aus nicht ferner Zeit stammenden Angaben, dass die reifen Erythrocyten erwachsener Säuger einen Kern oder wenigstens den Rest eines Kernes enthalten, habe ich bereits in meiner ersten Arbeit angeführt, dass ich nie Gelegenheit gefunden habe, in den Erythrocyten ausgewachsener Säugetiere ein Element zu konstatieren, das ich für äquivalent mit einem Zellenkerne hätte ansehen können.

Um diese Frage zu lösen, unternahm ich vor mehr als einem Jahre eine Reihe von Versuchen, in welchen ich die roten Blutkörperchen der Meerschweinchen (und auch anderer Säuger, die ich jedoch einstweilen übergehe) der künstlichen Magensaftverdauung unterworfen habe. Es hat mich einigermaßen befremdet, dass bei dem Bestreben, die Kernfrage der Säugererythrocyten zur Lösung zu bringen, diese Versuche von histologischer Seite noch nicht angestellt worden sind, obwohl es ja naheliegt, dass nur die chemischen Methoden hier eine Lösung herbeizuführen vermögen. Die Sachen liegen hier gerade so, wie bei der Lösung der Kernfrage bei den Bakterien. Ich verhehle mir auch nicht, dass die Resultate, welche ich durch die mikroskopische Untersuchung künstlich verdauter Bakterien erzielt habe, indem es mir gelang ihren Kerncharakter in überzeugender Weise nachzuweisen[1]), nachdrücklich meinen Entschluss beeinflusst haben, auch die Frage des eigentlichen Charakters der Erythrocyten in der bezeichneten Richtung zum Austrage zu bringen.

Vor allem sei darauf hingewiesen, dass die Angaben über die chemische Zusammensetzung der Säugetiererythrocytenstromata nicht ganz kongruent sind. Während dieselben nach Hoppe-Seyler vielleicht ausschliesslich aus Nukleoproteiden bestehen, gab Wooldridge an, dass sie neben dem Lecithin, Cholesterin und Globulin noch Nukleoalbumin enthalten; Halliburton und Friend gemäss besitzen die Stromata kein Nukleïn. Desgleichen gibt Kossel an, dass in ihnen bei der Analyse im Grossen kein Nukleïn nachweisbar ist.

Bei meinen Versuchen ging ich in der Weise vor, dass ich das Blut direkt aus dem Gefässe in einen mit gut verdauendem

[1]) Archiv für Hygiene, Bd. 51. 1904.

künstlichen Magensaft gefüllten Zylinder auffing und denselben mit einem eingeschliffenen Glasstopfen verschlossen, in einem Thermostat bei der konstanten Temperatur von 35° C. stehen liess. Zur Kontrolle dienten mir Stückchen von Meerschweinchenmuskeln, welche nach 24 Stunden gewöhnlich fast gänzlich aufgelöst waren.

Das Hämoglobin zersetzt sich in dem künstlichen Magensafte infolge der Acidität desselben; die Zersetzungsprodukte sind zum Teil in Form dunkler, stechapfelförmiger Schollen suspendiert, zum Teil aufgelöst. Da sie jedoch in der Flüssigkeit verbleiben, so diffundiert bei längerem Stehen ein Teil des aufgelösten Hämatins in die Stromata, die es gelblich anfärbt.

Das Aussehen der Stromata bietet zwar ausser der allgemeinen Schrumpfung fast aller Stromata noch einige Änderungen der Form, welche durch die Einwirkung der veränderten Diffusion und Osmose in dem Magensafte erklärt werden können; diese Veränderungen sind jedoch für die anfangs gestellte Frage ohne Bedeutung.

Wichtig ist, dass im sonstigen das morphologische Aussehen der Stromata in keiner Weise von demjenigen differiert, welches die durch blosse Einwirkung des Wassers dargestellten Erythrocyten-Schatten darbieten. In Fig. 12, Taf. II ist eine Reihe aus künstlicher Magensaftverdauung hervorgegangener Stromata abgebildet, und zwar stellen 13, 14, 15 solche nach 12tägiger, die übrigen solche nach 1 monatlicher Einwirkung derselben vor. Ich disponiere jedoch über Präparate von Erythrocytenschatten, die ein Jahr im Magensafte verweilt haben und welche, trotz dem Umstande, dass der Magensaft mit Hinblick auf die lange Dauer seiner Einwirkung noch gut verdaute (Muskel in 60 Stunden), dasselbe Bild bieten, wie die in Fig. 12, Taf. II abgebildeten. Hervorheben möchte ich, dass eben die Bilder der in künstlichem Magensafte verdauten Stromata mich auf die Fährte der Schaumstrukturen gebracht haben, die ich dann auch in den durch Wassereinwirkung dargestellten Schatten nachzuweisen imstande war.

Die Substanz also, aus welcher — wie man sich durch einen Vergleich der durch Wassereinwirkung dargestellten Schatten mit den Magensaftstromata überzeugen kann — die Stromata vorwiegend bestehen, blieb (soweit mein Verfahren dies zu verdeutlichen vermag) unverändert. Daraus ist zu folgern, d a s s d i e S t r o m a t a

zum grössten Teile aus einer der künstlichen Magensaftverdauung widerstehenden Substanz gebildet sind.

Als solche Substanzen sind Keratin, Nukleïn und Plastin bekannt.

Dass sich das Erythrocytenstroma vorwiegend aus Keratin zusammensetzen würde, kann sicherlich a priori ausgeschlossen werden. Es bleibt also zu entscheiden, ob es sich um Nukleïn oder um Plastin handelt.

Die mikrochemischen Versuche, die ich mit Erythrocytenschatten angestellt habe, welche ungefähr einen Monat im Magensaft verweilt haben, ergaben die nachstehenden Resultate:

In 20 %igem Natriumkarbonat haben sich die Stromata aufgelöst;
In schwacher Kalilauge lösten sie sich auf;
In 10 %iger Kalilauge " " " "
In Salzsäure (4:3 Wasser) blieben sie unverändert;
In 5 %iger Kochsalzlösung " " ";
In 20 %iger " " " "

Der Ausgang einiger von diesen Reaktionen und zwar derjenigen mit der Salzsäure und der 20 %igen Kochsalzlösung würden für Plastin, die Wirkungsweise des 20 %igen kohlensauren Natriums dagegen für Nukleïn sprechen.

Zieht man in Erwägung, dass Israel und Pappenheim[1]) mit Hilfe einer angemessenen Färbung in reifenden Säugetiererythrocyten den Schwund des Kernes verfolgen konnten, sowie weiterhin, dass nach dem oben zitierten Ausspruche einer Reihe von Chemikern in den kernlosen Erythrocyten kein Nukleïn enthalten ist, so schiene der Schluss, dass es sich um Plastin handle, einzig zulässig.

Dementgegen ist jedoch zu erwägen, dass das Plastin vor allem ein Bestandteil des Cytoplasmas ist; unterwirft man kernhaltige Erythrocyten welchen immer Ursprunges, also gleichgiltig ob von Amphibien oder von Säugerembryonen[2]), der künstlichen Magensaftverdauung, so kann man beobachten, dass das Cytoplastingerüst der letzteren zwar einige Zeit widersteht, dass es ihr aber

[1]) Virch. Archiv, Bd. 143. 1896.

[2]) Ich habe solche von Fröschen und von jungen Meerschweinchenembryonen nach dieser Richtung hin geprüft.

schliesslich doch — und zwar in einer verhältnismässig kurzen Zeit — unterliegt; es kann der schrittweise Schwund derselben verfolgt werden, bis schliesslich nur der geschrumpfte Kern der betreffenden Zellen übrig bleibt, der sich dann weiter nicht mehr verändert. Die Erythrocytenstromata können jedoch selbst länger als ein Jahr im Magensafte belassen werden, ohne ein anderes Strukturbild aufzuweisen, als wenn ihr Aufenthalt in demselben nur ganz kurz war.

Weiterhin ist die Färbungsfähigkeit der Stromata zu berücksichtigen. Dieselbe ist, wie bekannt, sehr gering. Auch bei der von mir zur Färbung der Froscherythrocyten proponierten Präparation lassen sie sich mit saueren Farbstoffen nicht färben; das Anilineosin erscheint desgleichen wirkungslos.

Sie können jedoch mit dem schwach basischen Chinablau und weiterhin auch mit einigen Farbstoffen von ausgesprochen basischem Charakter, z. B. mit Gentianaviolett, Fuchsin, besonders nach vorausgegangener Einwirkung verdünnter Essig- oder Salzsäure, gefärbt werden.

Man kann also den Ausspruch tun, dass die Stromata ihrer Chromatophilie gemäss eher den Elementen von basischem Charakter zuneigen; als Behauptung darf man dies freilich nicht aufstellen, da wir keine Methode besitzen, um die Stromata nach blosser physikalischer Fixation mit neutralen Färbegemischen färben zu können.

Auf Grund des Angeführten erscheint mir daher der Schluss am angemessensten, dass die Stromata aus einer dem Nukleïn nahen Substanz bestehen. Als wichtigste Stützen dieser Schlussfolgerung sind anzusehen:

1. Das Verhalten der Stromata bei lange andauernder Einwirkung des Magensaftes im Vergleiche zu dem Verhalten von sichergestellten Cytoplastinen, und

2. Die fast ausschliessliche Fähigkeit, sich bloß mit bestimmten Farbstoffen basischen Charakters zu färben.

Da man, wie bereits erwähnt, auf Grund der Arbeit von Israel und Pappenheim, deren Resultate ich für die Meerschweinchenerythrocyten zu bestätigen in der Lage bin, für bewiesen ansehen kann, dass die reifen Säugererythrocyten kein Chromatin enthalten, so erscheint die Frage, ob das Stroma der

roten Blutscheiben des Meerschweinchens nicht aus Linin bestehe, aktuell.

Auf Grund der Publikation von Frank Schwarz[1]) habe ich eine Reihe von Versuchen ausgeführt, um die Lösung dieser Frage herbeizuführen.

Den Angaben des obenerwähnten Forschers gemäss, ist das Linin dem Chromatin gegenüber durch seine Unlöslichkeit in konzentriertem Magnesiumsulphat, Ferrocyankalium, Kupfersulphat und in 1 %igem Monokaliumphosphat, in welchen allen sich das Chromatin auflöst, charakterisiert.

Meine Versuche ergaben, dass sich die Stromata in den ebenangeführten Lösungen nicht auflösen.

Fügen wir noch hinzu, was schon aus meinen früher zitierten Versuchen hervorgeht, dass nämlich die Stromata auch im künstlichen Magensafte und 20 %iger Kochsalzlösung unverändert bleiben, in welchen eben auch das Linin sich, im Gegensatze zum Chromatin, mit Bezug auf den ersteren weniger löslich, mit Bezug auf die letztere unlöslich erweist, so werden wir sicher die Schlussfolgerung nicht unangemessen finden, dass die Stromata der reifen Meerschweinchenerythrocyten vorwiegend aus einer dem Linin entsprechenden Substanz bestehen.

Indem ich mich vorläufig mit der Konstatierung dieser Tatsache, welche auch in keinem Widerspruch zu den oben zitierten Angaben der Chemiker stehen, begnüge, füge ich noch hinzu, dass ich es in meiner nächsten, bereits oben angekündigten Arbeit versuchen werde, die durch diese Konstatierung zutage tretende Differenz zwischen der Struktur des gekernten und reifen Erythrocyten näher zu beleuchten.

Nur mit Bezug auf den Ausgang der Reaktion mit der Salzsäure (4:3 Wasser), durch welchen die Unlöslichkeit der Stromata in dieser Lösung, die als ein Charakteristikum des Plastins angeführt wird, festgestellt wurde, möchte ich bemerken, dass nach der fast allgemeinen Ansicht das Liningerüst des Kernes ohne Unterbrechung in das Plastingerüst des Cytoplasma übergeht, sodass bei beiden eher graduelle als qualitative Unterschiede vorausgesetzt werden können. Der erwähnte Reaktionsausgang

---

[1]) Die morph. und chem. Zusammensetzung d. Protoplasmas. Breslau. 1887.

kann also den Schluss, dass die die Stromata der Meerschweinchen-erythrocyten zusammensetzende Substanz dem Linin entspricht, nicht ungünstig beeinflussen.

Soll nun auf Grund des Angeführten die biologische Stellung der Säugererythrocyten präzisiert werden, so muss vor allem der Ansicht zugestimmt werden, nach welcher dieselben keine vollkommenen, sondern nur rudimentäre Zellen vorstellen. Während man aber geschlossen hat, dass in denselben das Cytoplasma übrig bleibe, da konstatiert werden konnte, dass die Erythrocyten durch Reifung den Kern verlieren, geht aus dem von mir angeführten hervor, dass es sich um kein Cytoplasma handelt, sondern, dass im Gegenteile in den reifen Erythrocyten neben dem Hämoglobin vorwiegend eine Kernsubstanz enthalten ist. Freilich ist dies kein Chromatin, sondern die Grundsubstanz derselben: das Linin.

Nachdem das mikroskopische Bild der durch künstlichen Magensaft verdauten Stromata mit dem Bilde der Blutkörperchen, aus welchem mit Hilfe einer fast isotonischen Lösung (des mit destilliertem Wasser verdünnten Prager Leitungswassers) bloss das Hämoglobin entfernt worden war, übereinstimmt, so kann sicherlich behauptet werden, dass die reifen Erythrocyten das Protoplasma in keiner anderen, als in der von mir konstatierten Form — nämlich in Form des Lininwabenwerkes — besitzen, dessen Alveolen ein, allem Anscheine nach aus (vielleicht auch in Wasser) löslichen Eiweissstoffen zusammengesetztes Paraplasma einschliessen.

Der Umstand, dass die Stromata der Erythrocyten aus einer verhältnismässig so sehr resistenten Substanz bestehen, kann vielleicht als Anpassung dieser Gebilde an ihre spezielle Funktion im Säugetierorganismus gedeutet werden. Auch dieser Umstand wird mich in meiner nächsten Publikation beschäftigen.

Prag, am 21. März 1905.

Erklärung der Tafeln VI und VII.

Sämtliche Bilder sind nach den Präparaten genau gezeichnet bei Anwendung von Zeiss' homog. Immersion apochr. 3 mm/Apert. 1.4 und Kompensationsokular 12, mit Ausnahme der Fig. 9 und 10, die bei Reichert's Wasserimmersion Nr. X und Ocular 4 aufgenommen wurden.

Fig. 1. Die seltener vorkommende Wabenstruktur der Froscherythrocyten. Präparationsweise im Texte.

Fig. 2 — 8. Froscherythrocytenn, Präparation im Texte. In Fig. 2 oben, in 4 um die ganze Peripherie, in 5 oben und in 8 in zwei Alveolen der feine, sich metachromatisch färbende Niederschlag. In Fig. 3, 4, 5 an der Peripherie Fäden, die für eine Andeutung des Randreifens angesehen werden könnten.

Fig. 7 u. 8. Gequollene Froscherythrocyten. Wie zu sehen, quillt die paraplasmatische Substanz; infolge erhöhten Innendruckes sind die Alveolenzwischenwände stellenweise gerissen.

Fig. 9. Das aus dem Froscherythrocyt ausgewanderte Hämosporidium zog aus demselben einen Faden heraus. Frisches Blut.

Fig. 10. Froscherythrocyt mit dem nach der Auswanderung des Hämosporidiums persistierenden Ausläufer. Frisches Blut.

Fig. 11. Meerschweinchenerythrocyten. 1 bis 12 und 14 bis 16 durch Einwirkung von Wasser und Essigsäure; 13 und 17 bis 19 durch Einwirkung der Salzsäure allein dargestellt. Karbolchinablaufärbung.

Fig. 12. Meerschweinchenerythrocyten, welche der Magensaftverdauung unterworfen waren; 1 bis 12 nach 1 monatlicher, 13 bis 15 nach 12 tägiger Einwirkung. (Nach Essigsäureeinwirkung mit Karbolchinablau gefärbt; schlecht färbbar).

Aus dem physiologischen Institut Strassburg i. E.

Endozelluläre Netze oder durchlaufende Fibrillen in den Ganglienzellen?

Von

G. A. Jäderholm, Stockholm.

Hierzu Tafel VIII u. IX.

Max Schultze, Kupffer, Becker, Levy und Cox werden als diejenigen genannt, welche zuerst die Primitivfibrillen beobachtet haben, erst aber durch Apáthys klassische Untersuchungen erwarb der Begriff „Neurofibrillen“ als leitende Elemente des Nervensystems sein Heimatsrecht in der Neurologie. Bei den Vertebraten wurde die Existenz der Primitivfibrillen in den meisten Zellarten des Zentralnervensystems, ihr Verlauf und ihre Verteilung zuerst durch Bethe (2, 3) überzeugend demonstriert. Es ist bekannt, wie seine Resultate zu einem der Argumente wurden, welche eine Revision der Neurontheorie notwendig erscheinen liessen. Bethe zeigte ja, dass, wenn auch die Fibrillen in den Spinalganglienzellen und in Lobus electricus von Torpedo marmorata sicher schöne Gitterwerke bilden, das doch bestimmt eine Ausnahme ist: in der Regel verlaufen die Fibrillen nach Bethe durch die Nervenzellen, ohne Anastomosen untereinander einzugehen und so Netze zu bilden. Wenn dies der Fall ist, so könnte der Begriff der funktionellen Einheit der Nervenzelle nicht mehr gut aufrecht erhalten werden.

Der Betheschen Meinung haben einige Forscher zugestimmt, aber von weitaus den meisten Forschern, Neuronisten und anderen, ist ihr widersprochen worden. Hierbei hat man sich meistens auf zwei spätere Fibrillenmethoden gestützt, die von Cajal und die von Donaggio. Um den wirklichen Verhältnissen näher zu kommen, habe ich mich eine Zeit lang speziell mit der Donaggiomethode beschäftigt und sie mit der Bethemethode verglichen. Ich beschränkte mich bei diesem Vergleich auf die grossen Zellen der Vorderhörner des Rückenmarks.

Bethe (2, p. 111) beschreibt das Verhalten der Neurofibrillen in den betreffenden Zellen folgendermaßen:

„Beim jungen Hund finde ich, dass die inneren Fibrillen nicht so zahlreich sind, wie die mehr an der Peripherie hinziehenden. Ich finde an den Vorderhornzellen ein und desselben Rückenmarkschnittes die verschiedensten Proportionen zwischen Zentralfibrillen und Peripheriefibrillen, wie ich sie der Kürze wegen bezeichnen will. Bei einigen Zellen sind fast nur Peripheriefibrillen vorhanden, und die wenigen Zentralfibrillen sind nur schwach geschlängelt. Bei anderen Zellen sind mehr und stärker geschlängelte Zentralfibrillen vorhanden, doch sind sie noch gut zu verfolgen. Schliesslich existieren hier schon Zellen, bei denen die Innenfibrillen ein ziemlich dichtes Gewirre bilden, das nur schwer aufzuklären ist. Dies legt den Gedanken nahe, den ich aber noch nicht als meine unveränderliche Ansicht ausgeben will, dass auch die Innenfibrillen glatt durch die Zellen hindurchziehen, d. h. dass sie kein wirkliches Netz im Zellinnern bilden, wie Apáthy beobachtet zu haben scheint, sondern nur ein für unsere Hilfsmittel noch schwer analysierbares Filzwerk. Dafür spricht vor allem, dass es auch noch bei erwachsenen Tieren gelegentlich in sehr klaren Präparaten möglich ist, wenigstens einzelne Zentralfibrillen durch die ganze Zelle hindurch zu verfolgen. Es wird dadurch ja nicht ausgeschlossen, dass andere Fibrillen doch ein Netz bilden, wie man es in den Ganglienzellen von wirbellosen Tieren findet, aber ich meine, es ist unwahrscheinlich. Ich erwähnte schon, dass man gelegentlich an den Zentralfibrillen Teilungen wahrzunehmen imstande ist; wenn nun ein Netzwerk bestände, so müssten die Teilstellen häufiger in Erscheinung treten, sie sind aber in meinen Präparaten recht spärlich zu finden. — Bei genauerer Prüfung kann ich fast immer anscheinende Netze in sich überschneidenden Fibrillen auflösen, so dass ich zwar noch nicht imstande bin, mit Sicherheit zu verneinen, dass Netze in den Vorderhornzellen existieren, aber ihr Vorkommen in diesen Zellen, wie überhaupt bei Wirbeltieren, als sehr fraglich erscheinen muss.“

In einer späteren Arbeit (3, p. 517) spricht sich Bethe gelegentlich der Netzbilder in den Zellen des Ammonshornes folgendermaßen aus:

„Es kann sich auch um Verklebungen sehr dünner Zentralfibrillen handeln, Verklebungen, welche man im grossen Maßstab häufig bei den Zentralfibrillen der Vorderhornzellen sieht und die dann Gitter vortäuschen, wo besser konserviertes und besser differenziertes Material keine zeigen."

Von verschiedenen Seiten wurden Einwände gegen diese Auffassung erhoben, während andere Forscher sich dafür ausgesprochen haben, je nachdem die eine oder die andere Methode für die Darstellung der Fibrillen gebraucht wurde.

Bei seiner Untersuchung der Retina mit Bethes Methode fand Embden, dass in den Zellen, wo sich die Fibrillen färben lassen, d. h. in den Horizontalzellen und in den Zellen des Ganglion Nervi optici, das Verhalten der Fibrillen der Beschreibung Bethes für Nervenzellen im allgemeinen entspricht. Für die Richtigkeit dieser Angabe Embdens spricht auch ein Bild der Horizontalzellen bei Cajal (4, Fig. 9) aus einem Präparat, das mit der Methode des genannten Verfassers hergestellt war.

Ferner scheinen die Resultate mit den Methoden von Bielschowsky und Joris für die Meinung Bethes zu sprechen. Bei der Beurteilung der „Netzbilder" in den motorischen Vorderhornzellen beim Neugeborenen „muss man", sagt Bielschowsky (p. 176), „der Tatsache Rechnung tragen, dass diejenigen Dendriten, welche nicht in der Schnittebene liegen, an den Kreuzungsfiguren ebenso beteiligt sind, wie die sichtbaren. Insbesondere ist zu betonen, dass weder in der Umgebung des Kernes, noch in den oberflächlichen Schichten des Zellleibes Teilungen der einzelnen Fädchen oder Anastomosen festzustellen sind." — „Es entspricht dies Bild in seinen wesentlichen Zügen demjenigen, welches Bethe auf Grund seiner Molybdänmethode entworfen hat." — „Das Bild der motorischen Vorderhornzelle des Erwachsenen ist insofern von demjenigen des Neugeborenen verschieden, als hier die Verteilung der einzelnen Fädchen eine nicht so gleichmäßige, sondern eine mehr bündelförmige zu sein pflegt." Joris spricht sich in seiner ersten Arbeit für die Existenz von durchlaufenden Fibrillen und endozellulären Netzen aus (1, p. 76); in der zweiten Untersuchung (2), wo die Resultate seiner eigenen Methode dargestellt werden, spricht er sich aber für die Meinung Bethes aus.

Von den Opponenten gegen diese Anschauung stützen sich Cajal, Held, van Gehuchten, Marinesco und Lugaro

auf die Befunde mit der neuen Cajalmethode, Donaggio auf die Präparate, die man mit seiner Pyridin-Thionin-Methode bekommt.

Ramon y Cajal (1, 2, 3, 4) spricht sich in seiner Mitteilung über seine Befunde mit der Bethemethode sehr vorsichtig aus; nach der Entdeckung seiner eigenen neuen Methode aber hat er sich mehrmals mit Entschiedenheit für die Existenz von Netzen in Ganglienzellen (auch den Vorderhornzellen) ausgesprochen. So nennt er ja seine Methode „Un sencillo metodo de coloración selectiva del reticulo protoplasmico." In der Modifikation seiner Methode, bei welcher mit ammoniakalischem Alkohol vorbehandelt wird, zeigen aber seine Bilder der motorischen Vorderhornzellen nur ausnahmsweise Netze (3, p. 12); dies ist beachtenswert, da er in seiner letzten Arbeit angibt, dass zum Studium der motorischen Vorderhornzellen gerade diese Modifikation am geeignetsten sei (5).

Die Beobachtungen von Held, die er mit der Cajalschen Methode erhalten hat, sind von dem Verfasser selbst am klarsten so zusammengefasst worden (p. 161): „Auf jeden Fall ist Cajal jetzt durch seine neue Silbermethode in die Lage gekommen, mit Sicherheit demonstrieren zu können, dass im Protoplasma der Ganglienzellen ein Fibrillennetzwerk vorkommt." Dies soll aber nach Held nicht nur in dem Ganglienzellkörper selbst, sondern auch in den Dendriten der Fall sein. — Van Gehuchten äussert sich folgendermaßen (p. 103): „Les neurofibrilles, indépendantes les unes des autres dans les ramifications protoplasmiques, s'anastomosent donc entre elles et forment un réseau dès leur entrée dans le corps d'un bon nombre de cellules nerveuses." Die scheinbare Unabhängigkeit einzelner Fibrillen sei durch das reichliche Vorhandensein von Fibrillen, durch ihren ziemlich parallelen Verlauf und durch die geringe Dicke der sie verbindenden Trabekel zu erklären. — Van Gehuchtens Schüler, A. Michotte, hat niemals die Existenz wirklich ungeteilter Fibrillen beobachten können. — Marinesco spricht sich für die Existenz der endozellulären Netze aus. Wenn man auch einzelne Fibrillen kontinuierlich aus einem Zellfortsatz in einen anderen übertreten sehen könne, so sei es darum doch nicht unmöglich, dass dieselben einzelne Äste abgäben, die in das endozelluläre Netz einträten. — Noch energischer hat sich Lugaro bei dem

XII. Kongress der „Società freniatrica Italiana," Oktober 1904 in Genua ausgesprochen. Er leugnet überhaupt bestimmt die Existenz von durchlaufenden ungeteilten Fibrillen; auch in den Dendriten sollen die Fibrillen Netze bilden usw.

Am eingehendsten und energischsten hat sich aber wohl Donaggio gegen die Auffassung Bethes gewandt. Es ist dies auch der Grund, weswegen eine Nachprüfung der Methode, welche ihn zu seinen überaus sicheren Behauptungen veranlasste, in erster Linie wünschenwert erschien. Die nach der Ansicht Donaggios wichtigsten Resultate auf diesem Gebiete fasst er etwa folgendermaßen zusammen: es ist ihm gelungen, in der Zelle nachzuweisen: 1. ein endozelluläres, fibrilläres Netz; 2. einzelne lange, ungeteilt verlaufende Primitivfibrillen, die an der Peripherie hinziehen. Er behauptet nachgewiesen zu haben (p. 13): „l'esistenza negli elimenti nervosi dell'asse cerebro-spinale di due sistemi fibrillari: il primo distribuito nel corpo cellulare e formante per anastomosi di fibrille un fitto reticolo in rapporto con fibrille protoplasmatiche e cilindrassile; il secondo, transcorrente a traverso l'elemento cellulare." — „In seguito, richiamai l'attenzione su elementi, in cui non apparivano due sistemi —, ma un solo sistema, data dal reticolo fibrillare endocellulare; questi elementi, che si possono riscontrare in varie parti dei centri nervosi, assumono la massima evidenza quando sono scarsamente provisti di prolungamenti. — Anche in questi elementi appariva il rapporto discontinuità del reticolo col cilindrasse." Da Bethe seine Befunde als Argument gegen die Neurontheorie formuliert hatte, fügte der Verfasser hinzu: „Nella esistenza di sole fibrille lunghe attraversante l'elemento cellulare il Bethe riponeva il caposaldo (!) morfologico[1]) della sua dottrina sul decorso degli stimoli." — Während in den Betheschen Präparaten, nach den Angaben des Verfassers (4, p. 7), die Fibrillen in der nächsten Nähe des Kernes ungefärbt bleiben wegen der starken Affinität, mit denen die Kernsubstanzen den Farbstoff für sich in Beschlag nehmen, findet Donaggio in seinen Präparaten „un caratteristico addensamento del reticolo fibrillare verso il mezza della cellula, nella por-

[1]) Ausrufungszeichen von mir; gesperrt im Original.

zione perinucleare: e a questo addensamento, più facile a riscontrarsi negli elimenti più richi di prolungamenti, diedi il nome di cercine perinucleare.“ — Dieses Kernnetz findet man auch in den Bildern und Beschreibungen Cajals.

Hier stehen Resultate gegen Resultate und Methode gegen Methode. Denn Donaggio behauptet, dass mit der Bethemethode bloss das periphere System, mit seiner Pyridin-Thionin-Methode dagegen auch das andere System zur Darstellung kommt.

Und jetzt teile ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen mit.

Während Bethes Methode von der Cajals, Bielschowskys und Joris' wesentlich verschieden ist, kann man das von der Donaggioschen wohl nicht sagen.

Das Prinzip der Betheschen Methode beruht nach den Angaben des Verfassers (4, p. 3) in Folgendem: Man sucht eine Fixierung, welche möglichst viel von der primär färbbaren Substanz der Nervenzellen herauslöst und doch gleichzeitig genügend viel Eiweiss koaguliert. Bethe gebraucht dazu Salpetersäure, 3, 5 und 7 %. Durch die kombinierte Wirkung von Salpetersäure und ammoniakalischem Alkohol wird die Färbbarkeit der Nisslsubstanzen unterdrückt. — Das Färbungsprinzip wird durch folgende Formel anschaulich gemacht:

1) ysaure Substanz X + molybdänsaures Ammonium = molybdänsaure Substanz X + ysaures Ammonium

2) molybdänsaure Substanz X + salzsaures Toluidinblau = molybdänsaures Toluidinblau + salzsaure Substanz X.

Dieses Prinzip ist von Donaggio stillschweigend aufgenommen worden. Seine Methode III (s. 21) ist diejenige, welche in diesem Fall zum Vergleich dienen soll. Die Prozeduren sind folgende:

1. Fixierung in Pyridin während 5—6 Tagen; damit die Fixierungsflüssigkeit vollkommen durchdringt, dürfen die Stücke nicht grösser als höchstens 5 mm sein. Das Pyridin wird wenigstens einmal gewechselt.
2. Übertragen in dest. Wasser während 24 Stunden; nach einigen Stunden werden die Stücke herausgenommen und zu 2—3 mm dicken Stücken zerschnitten. Das Wasser wird oft gewechselt, zuletzt unter Benutzung eines neuen, reinen Gefässes.

3. Beizung in einer Lösung von 4% Ammoniummolybdat + 1 Tropfen HCl pro grm. Molybdat; 24 Stunden. (Nach Donaggio darf die Lösung von Ammoniummolybdat bei Hinzufügung von HCl nicht warm sein, da die in der Kälte auftretende Fällung in der Wärme ausbleibt. Für denjenigen, der weiss, dass diese Fällung nichts ist als freie Molybdänsäure, die sich in der Kälte langsamer als in der Wärme mit dem Überschuss von molybdänsaurem Ammonium zu sauren Salzen verbindet, ist es natürlich gänzlich gleichgültig, ob der Zusatz in der Wärme oder Kälte erfolgt.)
4. Spülung in dest. Wasser 2—4 Minuten, während dieser Zeit ein- bis zweimal wechseln. Nachher Alkohol 96% (6 Stunden); Alkohol absolutus (12 Stunden); Xylol und Paraffin.
5. Schneiden und Färben. Die Schnitte sollen 3—7 μ dick sein. Sie werden mit warmem oder besser kaltem destillierten Wasser aufgeklebt. Nachher Xylol-Alkolhol-dest. Wasser; letzteres nicht mehr als eine Minute. Die Schnitte werden in Thionin $^{1}/_{10000}$ gebracht, und die Färbung wird unter dem Mikroskop verfolgt. Drei verschiedene Phasen können beobachtet werden; die letzte ist dadurch charakterisiert, dass der Kern, der erst stark gefärbt war, jetzt farblos ist. In diesem Zeitpunkt soll die Färbung unterbrochen werden. Die Färbung kann nachher nochmal mit Ammoniummolybdat fixiert werden. Montiert werden die Präparate in neutralem Canadabalsam.

Die in der Bethemethode gebrauchte Salpetersäure und der ammoniakalische Alkokol werden in dieser Methode von dem Pyridin ersetzt. De Souza, der zuerst das Pyridin für histologische Zwecke empfohlen hat, charakterisiert diesen alkalischen Körper als gutes Eiweissfällungsmittel und als gutes Lösungsmittel für Fette und Anilinfarbstoffe; es soll sehr leicht tierische Gewebe durchdringen. — Das Färbungsprinzip ist dasselbe; der einzige Unterschied, dass Toluidinblau durch Thionin ersetzt worden ist. Donaggio behauptet aber, seine Färbung sei spezifisch, das heisst wohl durch eine Reaktion zwischen Pyridin

und Farbstoff bedingt sein. Wie überhaupt diese Reaktion möglich sein soll zwischen ausgesprochen basischen Körpern, darüber fehlt jede Auskunft. — Nach den Angaben Donaggios soll das Thionin durch andere Farbstoffe nicht ersetzt werden können. Auch Toluidinblau gibt nach meinen Untersuchungen wenigstens ebenso gute Bilder wie Thionin. Darüber später. — Wenn die Fibrillenfärbung von der hypothetischen Reaktion zwischen Pyridin und Thionin abhängig sein sollte, dann wäre das Ammoniummolybdat ganz überflüssig und wäre nur als „ontogenetisches Residuum" eines früheren Bethestadiums anzusehen. — Ob die Salzsäure erst in einer etwas grösseren Konzentration eingeführt wird und einen Tag nachher das Ammoniummolybdat in 4%iger Lösung, oder die beiden erst vorher vereinigt und dann zugesetzt werden, scheint wohl ziemlich gleichgültig zu sein. Übrigens stammt Donaggios Verfahren auch in diesem Falle von Bethe, der es in seiner Methylenblaumethode gebraucht hat (1). — Nach dem Schneiden werden die Betheschnitte mit Eiweissglyzerin aufgeklebt und dann mit warmem destillierten Wasser ausgelaugt, „differenziert"; nach Donaggio werden sie am besten mit kaltem Wasser aufgeklebt; und so kann in Donaggios Untersuchung wenigstens der Ausdruck Differenziation wegfallen.

Die Idee zu dieser Untersuchung hat sich darum folgendermaßen formulieren müssen: Die einzigen Unterschiede der Donaggiomethode von der Bethemethode bestehen in der Einführung von Pyridin und Thionin in die Färbungsprozeduren. Wie wirken diese beiden Stoffe auf das histologische Bild? Lassen sich durch diese beiden Stoffe die Netzbilder der Donaggioschen Methode als Artefacte erklären?

Das Material für meine eigenen Untersuchungen stammte von Kaninchen und Hunden. Verglichen wurden nur Präparate desselben Tieres und derselben Hauptabteilung des Rückenmarks. Die Resultate gelten für beide Tierspezies.

Die Fixierungen, die ich gebraucht habe, waren, abgesehen von den normalen Bethefixierungen mit 3, 5 und 7%iger Salpetersäure, die ich mit B 3, B 5, B 7 bezeichne, und der normalen Donaggiofixierung, bezeichnet Don. III: 1) Vorbehandlung nach Bethe und nachher Pyridin; 2) Vorbehandlung nach Donaggio

und nachher die normale Bethemethode; und 3) Pyridin in steigender Konzentration.

1. Vorbehandlung nach Bethe und nachher Pyridin: Bp_3, Bp_5, Bp_7.
   a) 3 resp. 5 und 7% Salpetersäure : 24 Stunden; Fortsetzung wie in der normalen Bethemethode mit ammoniak. Alkohol, salzsaurem Alkohol; darauf Alkohol 96 % : 10—24 Stunden.
   b) Pyridin : 2—3 Tage; Fortsetzung wie in der normalen Donaggiomethode.
2. Pyridin nach der normalen Donaggiomethode; nachher die Bethemethode. Don. III; mod. 1.
   a) Pyridin 100% : 5—6 Tage; dest. Wasser : 24 Stunden.
   b) Alkokol 96% : 24 Stunden, ammoniak. Alhohol usw. nach den Angaben von Bethe.
3. Pyridin in steigender Konzentration: Don III; mod. 2. Pyridin 25% in dest. Wasser : 24 Stunden; Pyridin 50% : 24 Stunden; Pyridin 75% : 24 Stunden; Pyridin 100 % : 1—2 Tage. Die Lösungen werden einige Stunden vor dem Benützen gemacht. Dest. Wasser : 24 Stunden; nachher Fortsetzung wie in der normalen Donaggiomethode.

Die Schnitte von B_3, B_5, B_7, Bp_3, Bp_5, Bp_7 wurden im allgemeinen in einer Dicke von 10 μ geschnitten; dagegen die Schnitte von der Donaggiomethode und von meinen Varianten davon 5 μ. Es waren Anhaltspunkte für die Meinung vorhanden, dass die Unterschiede in der Aufklebung Einfluss hatten auf das mikroskopische Bild, und darum wurden in der ersten Zeit die Donaggioschnitte auf beide Art aufgeklebt, also mit Wasser oder mit Eiweissglyzerin. Wie zu erwarten war, zeigten mit Wasser aufgeklebte Donaggiopräparate (welche wie üblich auf dem Paraffinofen getrocknet wurden) eine Differenzierung: die Bilder waren etwas klarer. Während der Untersuchung wurde nachher der Bequemlichkeit wegen immer die Aufklebung mit Eiweissglyzerin gebraucht. — Von jedem Block wurden mehrere Serien in verschiedenen Höhen geschnitten und zum Vergleich herangezogen.

Dann wurden die mit Eiweissglyzerin aufgeklebten Schnitte bei 60—62° C. mit 1,5—2 ccm dest. Wasser auf dem Objektträger 3, 5, 7 Minuten lang differenziert. Nachher wurden sie mit Toluidinblau ($^1/_{1000}$—$^1/_{3000}$) oder mit Thionin gefärbt, im

ersten Falle nach den Vorschriften von Bethe, das andere nach Donaggio. Wenn dies Verfahren nicht genügend klare Bilder geliefert hatte, ging ich zu einer Differenzierung im Tubus mit 25 ccm. dest. Wasser (60—62° C.) über; falls dies wieder nicht genügte, konnte manchmal eine Ausdifferenzierung in sehr verdünnten Lösungen von Ammoniummolybdat ($^1/_{4000}$—$^1/_{8000}$) gute Resultate geben. — Wenn im Folgenden von einer bestimmten Fixierung mitgeteilt wird, dass sie dieses oder jenes Resultat geliefert hat, so bedeutet das, dass immer verschiedene Differenzierungen versucht worden sind, von denen diejenige zum Vergleiche ausgewählt wurde, welche die klarsten Bilder lieferte.

Die Färbung betreffend wurde schon im Anfang die Erfahrung gemacht, dass das Entfärben der Kerne in den Donaggioschen Präparaten nicht als sicheres Zeichen der klarsten Fibrillenfärbung angesehen werden kann. Ich habe eine ziemlich grosse Zahl von Präparaten durch Überfärbung verloren, weil die Kerne sich erst spät oder überhaupt, so lange ich es verfolgen konnte, nicht entfärbten. So habe ich zum Beispiel ein Präparat, wo der Kern erst nach 50 Minuten endlich klarer wurde. Donaggio gibt als Färbungsminimum 3—5 Minuten an, was nach meiner Erfahrung zu wenig ist; als Maximum 30 Minuten.

Der Meinung Donaggios von der Spezifizität seiner Fibrillenfärbung kann ich nicht beistimmen. Denn auch in normalen Bethepräparaten erfolgt Entfärben der Kerne bei Thioninfärbung; und ich habe auch Zellen gesehen, die nach Bethe gefärbt und fixiert gewesen sind, die aber doch ganz farblose Kerne hatten. Den Anfang zum Entfärben kann man schon in den Kernen von einigen Zellen sehen, die nur zehn Minuten gefärbt worden sind (Fig. 1). Wenn die Donaggiofärbung eine spezifische Pyridin-Thionin-Färbung wäre, wäre natürlicherweise auch das Ammoniummolybdat als überflüssig weggelassen worden. Nicht veröffentlichte Experimente, die von Dr. A. Bethe schon früher ausgeführt worden sind, zeigen auch, dass nach Pyridinfixierung ohne Ammoniummolybdat keine Fibrillenfärbung zum Vorschein kommt. Donaggio gibt zwar an (p. 9), dass in diesem Falle Färbung eintreten soll, und dass in der Weise, „che la sola piridina ha preparato, per così dire, l'ambiente propizio alla colorazione del reticolo fibrillare endocellulare.“

Wenn es sich auch so verhält, ist das aber für die Spezifizität der Fibrillenfärbung nicht beweisend, sondern ist nur eine Bestätigung der Betheschen Beobachtung, dass der Neurotropismus gewisser Anilinfarbstoffe auch in dem fixierten Gewebe sich geltend macht, d. h. die Färbung ist primär und wahrscheinlich nur in der Beziehung von Pyridin abhängig, dass das Pyridin die primärfärbbare Substanz der Fibrillen (wie Ammoniak-Alkohol) nicht in Lösung bringt und durch seine Alkalinität die Färbbarkeit der Nisslschollen unterdrückt. (Bethe, 5. Kap. 8: Die primäre Färbbarkeit der Ganglienzellen und der Neurofibrillen. p. 125). — Wenn Schnitte von Don. III., Don. III : 1 und Don. III : 2 nach derselben Differenziationszeit mit Toluidinblau resp. Thionin gefärbt werden, zeigt es sich schon mit blossem Auge, dass die Thioninpräparate viel stärker gefärbt sind, wie die anderen; unter dem Mikroskop sieht man, dass nicht nur die Fibrillen gefärbt sind, sondern auch sehr viel vom anderen Zellinhalt. Daher sind natürlich diese Bilder viel schwieriger zu analysieren. Zum Teil rührt diese Überfärbung sicher von der längeren Einwirkungsdauer des Thionins her; ob auch im Schnitte gebliebene Reste des Pyridins (?) dabei eine Rolle spielen, ist schwer zu sagen. — Aber auch das Toluidinblau besitzt diese ungünstige Eigenschaft, wenn auch in geringerem Grade wie das Thionin. Die Stücke von Bp_3 (Bp_5, Bp_7) sind viel schwieriger zu differenzieren, d. h. bei konstanter Wassermenge brauchen sie viel längere Zeit, um klar zu werden, als die entsprechenden B_3 (B_5, B_7). Als Belege hiefür diene unter sehr vielen anderen diese:

1) B_7; diff. auf dem Objektträger in dest. Wasser $3^1/_2$ Min. Toluidinblau: Die Schnitte sind fast vollständig entfärbt.
   Bp_7 diff. auf dem Objektträger in dest. Wasser 7 Min.; Toluidinblau: Die Bilder sind stark überfärbt.

2) B_5; diff. in Tubus in dest. Wasser $3^1/_2$ Min.; Toluidinblau: Die Bilder sind sehr klar und weder zu viel noch zu wenig gefärbt.
   Bp_5; diff. in Tubus in dest. Wasser 5 Min.; Toluidinblau: Die Bilder sind stark überfärbt.

Was von der Spezifizität der Färbung also übrig bleibt, kann nach diesen Erfahrungen höchstens eine Einwirkung von dem Pyridin auf die Gewebe der Art sein, dass mehr Ammoniummolybdat zurückbehalten wird; aber nicht nur in den Fibrillen, sondern auch in dem übrigen koagulierten Zellinhalte.

Die Einwirkungen von Pyridin und Thionin auf das mikroskopische Bild.

1. Das Pyridin ruft ungewöhnlich grosse Schrumpfungen hervor. (In den Figuren sind die Grenzen der Schrumpfungsräume eingezeichnet. — Z. B. Fig. 5, 6, 7, 8 der echten Donaggiomethode; dagegen Fig. 1, 2, 3, 4 nach dem Bethe-Verfahren.) Durch diese Schrumpfungen werden die Fibrillen geschlängelt, gewunden und nach der Mitte der Zelle gedrängt. Dabei kommen die Fibrillen häufig so nahe aneinander zu liegen, dass sie nicht mehr optisch voneinander zu trennen sind und miteinander verklebt erscheinen. (Figur 3, aus einem Präparat der echten Bethemethode, zeigt, dass nur diejenigen Fibrillen, die zu dem einzigen erheblicher geschrumpften Zellfortsatze gehen, geschlängelt sind.)

Diese ungewöhnlich grossen Schrumpfungen werden durch folgende Tatsachen ohne weiteres erklärlich. Wenn Pyridin und Wasser zusammentreffen, tritt eine heftige chemische Reaktion ein. Es bildet sich ein Hydrat, und dabei steigt die Temperatur beträchtlich (z. B. wenn 10 ccm Pyridin und 10 ccm dest. Wasser, beide von 11° C., zusammengegossen werden, steigt binnen 6 Sekunden die Temperatur der Mischung bis zu 21° C. Bei weitem grösser ist natürlich die hier in Betracht kommende molekulare Wärme). Diese Reaktion mit allen heftigen Reaktions- und Diffusionsströmungen vollzieht sich mitten in dem frischen, eben aus dem physiologischen Medium herausgenommenen Gewebe, wenn dieses in das Pyridin eingelegt wird, und nachher noch einmal: wenn das überflüssige Pyridin mit Wasser wieder ausgezogen wird.

Um die Richtigkeit dieser Erklärung der Schrumpfungsbilder zu prüfen, habe ich, wie schon oben gesagt wurde, eine Fixierung mit Pyridin versucht, die diese Fehler der Donaggioschen Methode, wenn meine Behauptung richtig wäre, wenigstens zum Teil beseitigen sollte (Don. III, 2). Es zeigte sich in der Tat, dass in den Präparaten, die ich mit Pyridin in steigender Konzentration erhielt, die Schrumpfungsräume im allgemeinen kleiner waren als in den Präparaten nach der echten Donaggiomethode, und dass sie niemals zu solchen Grössen gelangen, wie bei dem in Fig. 6 gezeichneten Beispiel. Derartige starke Schrumpfungen sind in den echten Donaggiopräparaten aber gar nicht selten.

(Man vergleiche Fig. 5, 6, 7, 8 der echten Donaggiomethode mit Fig. 12, 13, 14 meiner Modifikation Don. III, 2!) Darum sind auch die sogenannten endozellulären Netze bei Don. III, 2 viel leichter zu analysieren und lassen sich in einzelnen Zellen (besonders in solchen, die mit Toluidinblau gefärbt sind; Erklärung siehe unten!) in individuelle, nicht übermäßig gewundene und geschlängelte Fibrillen auflösen (z. B. Fig. 12).

Die Bilder der anderen Modifikation der Donaggioschen Methode (III, 1) zeigten, dass in Pyridin gehärtetes Material durch folgende Bethebehandlung sich nicht mehr verändern lässt; sie ähneln durch und durch denen der echten Donaggioschen Methode, sodass auf eine Reproduktion derartig behandelter Zellen verzichtet werden konnte. Der ammoniakalische Alkohol, der nach Cajal die Zellen zum Quellen bringen und so die verbindenden Trabekeln der „Fibrillennetze“ zerreissen soll, vermag also, wenigstens bei den mit Pyridin zum Schrumpfen gebrachten Zellen, durchaus nicht diese Wirkung zu erzielen. — Dagegen zeigte meine Modifikation der Bethemethode, dass vorhergehende Fixierung in Salpetersäure nicht gegen den verheerenden Einfluss des Pyridins zu schützen vermag. Die Bilder (Fig. 9, 10, 11) zeigen, dass, wenn sich auch die Fibrillen viel leichter verfolgen lassen, als in den echten Donaggiopräparaten, hier doch dieselben Verzerrungen des Fibrillenverlaufes zustande kommen.

2. Das Pyridin erschwert die Differenzierung der Präparate und bewirkt neben der Fibrillenfärbung eine Färbung anderer Zellsubstanzen. Da diese zum Teil netzige Struktur zeigen (netzig geronnenes Zellplasma), so ist die Analyse des Fibrillenverlaufs erheblich erschwert, und es werden endozelluläre Netze vorgetäuscht, wo in Wirklickeit wohl keine sind. Nur die geringere Färbungsintensität und geringere Schärfe der Plasmanetze machen sie von den Fibrillen unterscheidbar. — Der Klarheit wegen sind in den Figuren keine solche Färbungen eingezeichnet. (Die Argumente für diese Behauptung finden sich oben, Seite 113.)

3. Das Thionin hat eine ausgesprochene Tendenz, die morphologischen Elemente zur Verklebung zu bringen. Präparate, die sonst in ganz derselben Weise behandelt worden sind, von denen das eine mit Toluidinblau, das andere mit Tionin gefärbt worden sind, zeigen charakteristische Unterschiede. Z. B. In Bethe-Toluidinblau-Präparaten gehen die Fibrillen glatt und

scharf konturiert, ohne Verklebungen durch die Zellen; in den Bethe-Thionin-Präparaten sind die Verklebungen, zumal in den Zellfortsätzen zahlreich und deutlich. (Fig. 4: Bethe-Thionin; dagegen Fig. 1, 2, 3: Bethe-Toluidin. — Fig. 5, 6, 7: Don. III, Thionin; dagegen Fig. 8: Don. III, Toluidinblau. — Fig. 13, 14: Don. III, 2, Thionin; dagegen Fig. 12: Don. III, 2, Toluidinblau.) Infolgedessen sind bei den Toluidinpräparaten die Fibrillen in den Dendriten viel dünner und zahlreicher, als in den Thioninpräparaten, wo offenbar häufig mehrere Fibrillen zu einem einheitlichen Strang verkleben. Durch die Verklebungen sind auch die Ungleichmäßigkeiten in der Dicke der Fibrillen zu erklären. — Nach meiner Meinung sind überhaupt die Dendriten als der Prüfstein für die Güte einer Fibrillenmethode aufzufassen. Zeigen sich hier die Fibrillen verklebt, so sind alle Netzbilder im Innern der Zellen von vornherein dubiös. Da auch bei der Cajalschen Methode nur selten ein isolierter Verlauf der Fibrillen in den Dendriten zutage tritt, so sind auch hier die Netzbilder im Innern der Zellen wenig beweisend; es ist dies ein Übelstand, der durch die sonstigen Vorzüge der Cajalmethode (leichtes Gelingen, Dunkelheit der Fibrillen) nicht wett gemacht werden kann.[1])

Es erübrigt hier einige Worte über die Differenz meiner Abbildungen von Donaggio-Präparaten und denen, welche Donaggio selber seiner Arbeit beigegeben hat, zu sagen: Wie ohne weiteres ein Vergleich zwischen den Bildern Donaggios und denen in dieser Abhandlung an die Hand gibt, ähneln sich die Bilder nicht besonders. Die Erklärung liegt wohl darin,

---

[1]) Der Meinung mancher Autoren, dass die Cajalsche Methode für pathologische Zwecke geeignet sei, kann ich nicht beipflichten. Sie hat mit den Molybdäumethoden das gemein, dass sie nie alle Zellen des Schnittes gleichmäßig färbt. Gleichmäßige Färbung ist aber Hauptbedingung für eine Methode, die einer allgemeinen Anwendung auf pathologisches Material fähig sein soll. In gewissen Beziehungen steht sie hier sogar den Molybdänmethoden, den Befunden von Donaggio und Fragnito (Donaggio, p. 36) nach zu urteilen, nach. Dieselben fanden nämlich, dass fünf Tage nach Durchschneidung motorischer Wurzeln keine Fibrillenfärbung mehr in den Vorderhornzellen mit der Cajalmethode zu erlangen ist, während sich mit dem Donaggioschen Molybdänverfahren zeigte, dass die Zellen noch voll von Fibrillen sind. Dieses leichte Ausbleiben der Färbung trotz Vorhandenseins der Fibrillen erklärt zum Teil die unwahrscheinlichen Resultate, zu denen Marinesco bei seinen neuropathologischen Versuchen gekommen ist.

dass, während in meinen Abbildungen in allen Zellen die Konturen, der Kern und in den Fig. 5, 6, 9, 11, 12 und 14 alle Fibrillen mit dem Abbéschen Zeichenapparat gezeichnet sind, in seiner Arbeit jede Erklärung über die Darstellungsweise der Bilder fehlt. Im Mikroskop erscheinen einem die Netze in den Donaggio-Präparaten wirklich so feinmaschig, wie Donaggio sie abbildet; versucht man aber, sie genau mit dem Zeichenapparat wiederzugeben, so sind die Maschen viel gröber. Es ist dies ja eine allbekannte Täuschung. Ich glaube daher nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, dass die Abbildungen Donaggios ohne Zeichenapparat hergestellt sind.

Ein Umstand existiert, der bei allen Untersuchungen über den Verlauf der Fibrillen in den Zellen die Analyse erschwert: das Einmünden von solchen Dendriten in den Zellkörper, welche nicht in der Schnittebene liegen. Hierdurch kommt, besonders wenn es viele sind, eine solche Komplikation in dem Fibrillenverlauf zustande, dass eine Verfolgung einzelner Fibrillen im Allgemeinen unmöglich ist. Es ist deshalb zweckmäßig, Zellen auszusuchen, welche nur wenige in der Schnittebene gelegene Dendriten haben. Bei solchen findet auch Donaggio neben einem Netz stets auch durchlaufende Fibrillen. Bei den kompliziert gegliederten Zellen dagegen ist das Gewirre so gross, dass bei der Donaggioschen Methode alles verklebt und nur Netz gefunden wird, wie aus der Beschreibung und den Figuren des Autors selber hervorgeht.

Bei der Betheschen Methode sind die Agentien nach Möglichkeit vermieden, von denen hier gezeigt ist, dass sie Schrumpfung und Verklebung hervorrufen. Zwar kommen auch hier Andeutungen von Schrumpfungsräumen zu Beobachtung. Je kleiner diese sind, desto klarer sind die Bilder, besonders in Zellen mit wenigen Dendriten: die Fibrillen sind dann in den Protoplasmafortsätzen deutlich isoliert zu verfolgen und überall von gleicher Dicke. In den Zellen verteilen sie sich nach verschiedenen Richtungen, sind aber fast nie stark geschlängelt und mit anderen zu einem Netz verbunden. Die hier gegebenen Abbildungen (Fig. 1, 2, 3), welche durchaus den von Bethe publizierten ähneln, demonstrieren diese Verhältnisse zur Genüge. — Sind in den Bethepräparaten Schrumpfungsräume vorhanden, so sind die Bilder ebenfalls gleich unklar: die Fibrillen sind wenigstens zum Teil gewunden und

nähern sich dabei so, dass es zu Verklebungen kommen kann; besonders ist dies in Zellen der Fall, bei denen durch das Einmünden vieler Dendriten das Fibrillengewirr sehr gross ist. Dass solche Zellen vorkommen, hat Bethe selbst angegeben, sie aber mit Recht als zur Analyse ungeeignet hingestellt.

Es ist klar, dass entweder das Donaggiobild aus dem Bethebild entsteht oder umgekehrt. Ausgeschlossen erscheint die Richtigkeit der Donaggioschen Ansicht, dass im Bethepräparat nur die durchlaufenden Fibrillen gefärbt werden, die netzbildenden aber ungefärbt bleiben, denn Donaggio kennt durchlaufende Fibrillen nur an der Peripherie der Zellen, während im Bethepräparat auch das Innere der Zellen, wo bei Donaggio ein Netz zu finden ist, von solchen erfüllt ist. Die Kombinationen beider Methoden, deren Beschreibung vorhergegangen ist, haben zu dem nach meiner Meinung schlagenden Resultat geführt, dass das Bethebild das natürliche ist, und dass die Donaggioschen (wohl auch die Cajalschen) Netzbilder durch Schrumpfung und Verklebung aus demselben entstehen.

Es besteht noch die Möglichkeit, dass im Bethepräparat sehr dünne Verbindungsbrücken ungefärbt bleiben. Dass die Bethebilder nicht selten eine unvollständige Färbung zeigen, muss zugegeben werden; sie zeigen aber auch da nichts von Verbindungsbrücken, wo die Färbung sehr vollständig zu sein scheint. Gegen diese Auffassung spricht aber, dass die Verbindungsbrücken, welche in Donaggio- und Cajalpräparaten zu sehen sind, sowohl nach den Zeichnungen der Autoren als nach meinen Präparaten zu urteilen, nicht dicker sind, als die Fibrillen im Bethepräparat, dass ausserdem in Präparaten, welche nach der Methode Cajals hergestellt sind, bei der mit ammoniakalischem Alkohol vorfixiert wird, trotz der sehr dunklen Färbung häufig gar nichts von Netzen zu finden ist, sondern alle Fibrillen wie im Bethepräparat isoliert verlaufen.

Nach meiner Meinung sind also in der Regel die Netzbilder in den Zellen als Kunstprodukte, hervorgerufen durch Verklebung, anzusehen. Es können solche auch dadurch vorgetäuscht werden, dass sich das netzig geronnene Plasma mitfärbt, was am häufigsten bei der Donaggiomethode, seltener bei der Cajalmethode und am seltensten bei der Bethe-

und Bielschowskymethode der Fall ist. Dass solche Dinge mitgefärbt werden, ist von vielen Autoren nicht genügend beachtet worden. Held rechnet diese viel schwächer gefärbten, unregelmäßig und unscharf konturierten Fäden absichtlich (trotzdem er den Unterschied gesehen hat) mit zu den Fibrillen, weil sie gefärbt sind. Ich bin nicht imstande, ihm hierin zu folgen, und glaube, dass die Mehrzahl der Histologen mit mir einvertsanden sein wird. Über den Standpunkt der Histologie sollte man doch hinaus sein, wo man glaubte, dass alles, was sich bei einer Methode auch nur annähernd gleich färbt, miteinander identisch sein muss. Mit demselben Recht würde man auch die Kernkörperchen, die Gliakerne, die elastischen Fasern der Gefässe und andere Gebilde, die sich mit den Fibrillenmethoden häufig färben, als Neurofibrillen ansprechen können.

Zusammenfassung.

Die Behauptung von Donaggio, Cajal u. a.; dass die Neurofibrillen in den Ganglienzellen (speziell in den motorischen) Netze bilden, ist zurückzuweisen. Vorläufig gibt die Bethesche Methode diejenigen Bilder, welche dem wahren Sachverhalt am nächsten kommen dürften. Ihnen kommen am nächsten die Bilder der Bielschowsky-Methode und der Cajalschen Ammoniak-Alkohol-Methode. Am weitesten von der Wirklichkeit entfernen sich die Bilder mit der Methode Donaggios, welche in Wirklichkeit nur eine Modifikation der Bethe-Methode ist.

Literaturverzeichnis.

Apáthy: Mitteilungen aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. 12. 1897.

Bethe (1): Eine neue Methode der Methylenblaufixation. Anatom. Anzeiger 1896.

Derselbe (2): Über die Primitivfibrillen in den Ganglienzellen vom Menschen und anderen Wirbeltieren. Morph. Arbeiten (Schwalbe). Bd. 8, H. 1, 1898.

Derselbe (3): Über die Neurofibrillen in den Ganglienzellen von Wirbeltieren und ihre Beziehungen zu den Golginetzen. Archiv f. mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. 55. 1898.

Derselbe (4): Das Molybdänverfahren zur Darstellung der Neurofibrillen und Golginetze im Zentralnervensystem. Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie. Bd. XVII. 1900.

Derselbe (5): Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

Bielschowsky: Die Silberimprägnation der Neurofibrillen. Journal für Psychologie und Neurolgie. Bd. III. 1904.

Cajal (1): Consideraciones críticas sobre la teoriá de A. Bethe acerca de la estructura y conexiones de las células nerviosas. Trabajos del Lab. de Inv. Biol. Tomo II. Fasciculos 1°, 2° y 3°. 1903.

Derselbe (2): Un sencillo metodo de coloración selectiva del reticulo protoplasmico. Trab. d. Lab. d. Inv. Biol. Tomo II, Fasc. 4°. 1903.

Derselbe (3): Algunos metodos de coloración de los cilindros-ejes, neurofibrillas y nidos nerviosos. Trab. d. Lab. d. Inv. Biol. Tomo III, Fasc. 1°. 1904.

Derselbe (4): El reticulo neurofibrillar en la retina. Trab. d. Lab. d. Inv. Biol. Tomo III. Fasc. 4°. 1904.

Derselbe (5): Variaciones morfológicas del reticulo nervioso de invertebrados y vertebrados sometidos á la acción de condiciones naturales (nota preventiva). Trab. d. Lab. d. Inv. Biol. Tomo III. Fasc. 4°. 1904.

Donaggio: Il reticolo fibrillare endocellulare etc. Revista Sperimentale di Freniatria. Vol. XXX. Fasc. 2. 1904.

Embden: Primitivfibrillenverlauf in der Netzhaut. Archiv f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 57. 1901.

Van Gehuchten: Considerations sur la structure interne des cellules nerveuses et sur les connexions anatomiques des neurones. Le Nevraxe, Vol. VI, Fasc. 1. 1904.

Held: Zur weiteren Kenntnis der Nervenendfüsse und zur Struktur der Sehzellen. K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. XXIX. Nr. 2. 1904.

Joris (1): Nouvelles Recherches sur les rapports anatomiques des neurones. Bruxelles 1903.

Derselbe (2): A propos d'une nouvelle methode de coloration de neurofibrilles. Structures et rapports des cellules nerveuses. Bruxelles 1904.

Lugaro: XII. Congresso della Società freniatrica italiana, Genova, 18—22 Ottobre 1904.

Marinesco: Recherches sur la structure de la partie fibrillaire des cellules nerveuses a l'état normal et pathologique. Revue neurologique. No. 9, 1904.

Michotte: Contribution à l'étude de l'histologie fine de la cellule nerveuse. Le Nevraxe, Vol. VI. Fasc. 3. 1904.

De Souza: De la pyridine en histologie. Compt. rend. hebd. de la Soc. de biologie, VIIIième serie, A. IV. n° 35. 1886.

Figurenerklärung auf Tafel VIII und IX.

Diejenigen Präparate, nach welchen diese Figuren gezeichnet sind, waren alle Schnitte aus dem Lumbalmarke und dem untersten Teil des Thorakalmarkes ein und desselben Hundes.

In den Figuren 5, 6, 9, 11, 12 und 14 ist alles bei Ölimmersion (Zeiss Apochromat 1.30, Kompensationsokular 6, Vergrösserung 1250) mit dem Zeichenapparat von Leitz (nach Abbé) ohne Benutzung der Mikro-

meterschraube gezeichnet. In den übrigen Bildern sind die Zellkonturen, der Kern und die Schrumpfungsräume mit dem Zeichenapparat bei 850-facher Vergrösserung gezeichnet; die Fibrillen, die sich bei dieser Vergrösserung nicht gut verfolgen liessen, sind nachher mit Benutzung der Oelimmersion eingezeichnet. Dabei wurde die Mikrometerschraube in geringem Maße benützt, um tiefer oder höher liegende Details mit in die Zeichnung zu bringen.

Für jede Zeichnung gebe ich eine kurze Angabe darüber, wie das betreffende Präparat erhalten wurde. — In den Zeichnungen bedeutet Schr. = Schrumpfungsorgan; im folgenden Tol = Toluidinblau, Thi = Thionin, Diff. Tub. = Differenzierung in Tubus und Diff. Obj. = Differenzierung auf dem Objektträger. Die nach Tol., Thi, Wasser eingeklammerte Zahl bedeutet die Färbungs- resp. Differenzierungszeit in Minuten.

Fig. 1. Fixierung nach Bethe mit Salpetersäure 5%. Diff. Tub. dest. Wasser 60° C. [3½]. Tol. 1:1000 [10]. Die Fibrillen sind gleich dick, verlaufen ohne Anastomosen oder Teilungen durch die Zellen. Sie gehen leicht gebogen von dem einen Fortsatz in den anderen, sind weder geschlängelt noch gewunden. Die Schrumpfungsräume sind klein. a = Axelcylinderfortsatz. — Vergrösserung 850×.

Fig. 2. Fixierung nach Bethe mit Salpetersäure 5%. Diff. Tub. dest. Wasser 60° [3½]. Tol. 1:1000. Die Fibrillen sind überall gleichmäßig dick; keine Anastomosen und keine Netze; auch Teilungen sind nicht zu sehen. Sie sind weder geschlängelt noch gewunden. Die Schrumpfungsräume sind sehr klein. — Vergrößerung 850×.

Fig. 3. Fixierung nach Bethe mit Salpetersäure 5%. Diff. Tub. dest. Wasser 60° [3½]. Tol. 1:1000 [10]. Die Fibrillen verlaufen individuell; keine Netze und keine Anastomosen. Der Fortsatz bei a ist der einzige erheblicher geschrumpfte des ganzen Zellkörpers; nur diejenigen Fibrillen, die zu diesem Zellfortsatz gehen, z. B. von dem Fortsatz b, sind geschlängelt und gewunden. Schrumpfungsräume nicht gross. — Vergrösserung 850×.

Fig. 4. Fixierung nach Bethe mit Salpetersäure 5%. Diff. Tub. dest. Wasser 60° C. [3½]. Thi. 1:10000 [14]. Die Fibrillen sind stark verklebt, zumal in den Fortsätzen, ungleich dick und besonders in der Mitte der Zelle geschlängelt und gewunden, sind aber bei genauerer Analyse ziemlich gut zu verfolgen. Die Schrumpfungsräume sind grösser als in Fig. 1, 2, 3. — Vergrösserung 850×.

Fig. 5. Fixierung nach Donaggio in 100%igem Pyridin. Diff. Obj. dest. Wasser 60° C. [5]. Thi. 1:10000 [18]. Die Fibrillen gehen in groben, miteinander anastomosierenden Bündeln durch die Zelle; die Bündel sind ungleich dick. Man sieht zwei Fibrillen, die nebeneinander verlaufen, stellenweise voneinander isoliert, stellenweise verklebt. Auch in den Fortsätzen kommen Verklebungen vor; nur einzelne Fibrillen oder Fibrillenbündel verlaufen von dem einen Fortsatz direkt zu dem anderen. Geronnenes Plasma mit netzartiger Struktur ziemlich reichlich mitgefärbt. (Nicht gezeichnet.) Der Schrumpfungsraum ist sehr gross. — Vergrösserung 1250×. —

In dem Präparat, wo sich die gezeichnete Zelle befand, waren mehrere Zellen vorhanden, deren Fibrillen schon überfärbt waren, deren Kerne aber keine Andeutungen zum Aufklären zeigten.

Fig. 6. Fixierung nach Donaggio in 100%igem Pyridin. Diff. Obj. dest. Wasser 60° C. [7]. Thi. 1:10000 [23]. Stark gefärbte Fibrillenbalken, die in den Dendriten stark verklebt sind, treten von den Fortsätzen ein, und während einzelne dem Zellkörper direkt aus dem einen Fortsatz in den anderen übertreten, bildet die Mehrzahl ein gegen die Mitte der Zelle feinmaschiges, sonst grobmaschiges Netz mit zahlreichen Verklebungen und scharfen Richtungsänderungen der Fibrillen, die das genaue Verfolgen derselben unmöglich machen. Grosse Mengen geronnenes Plasma mit netzartiger Struktur erschweren die Analyse. Der Schrumpfungsraum ist sehr gross. Bei a ist ein Gliakern mitgefärbt. — Vergrösserung 1250×.

Fig. 7. Fixierung nach Donaggio mit 100%igem Pyridin. Diff. Obj. dest. Wasser 60° C. [5]. Thi. 1:10000 [16]. Die Fibrillen sind in den Dendriten sowie im Zellkörper zu groben, stark gefärbten Bündeln zusammengeklebt, von denen die meisten ein ziemlich feinmaschiges Netz bilden, während andere direkt zu anderen Fortsätzen übertreten. Das Netz wird in der Nähe des Kerns besonders feinmaschig: die Fibrillen, die nach der Mitte der Zelle gedrängt werden, können in dieser Richtung nicht weiter, und dadurch wird eine grössere Zahl sonst in verschiedenen Ebenen verlaufende Fibrillen bei dem Kern in eine Ebene eingepresst. So dürfte wohl das Kernnetz zu deuten sein. Geronnenes Plasma ist stark mit gefärbt. — Der Schrumpfungsraum ist sehr gross. — Vergrösserung 850×.

Fig. 8. Fixierung nach Donaggio mit 100%igem Pyridin. Diff. Obj. dest. Wasser 65° C. [2]. Tol. 1:3000 [10]. Die Fibrillen sind ziemlich glatt, stark geschlängelt und gewunden, sehr oft verklebt, aber bedeutend weniger wie in den Fig. 5; 6, 7, und lassen sich oft, wenn auch mit Schwierigkeit, einzeln verfolgen. Geronnenes Plasma reichlich mitgefärbt. Schrumpfungsraum gross. — Vergrösserung 850×.

Fig. 9. Vorbehandlung nach Bethe mit Salpetersäure 5%; nachher Pyridin 100% nach Donaggio (Bp_5, siehe oben, Seite 111). Diff. Obj. dest. Wasser 70° C. [5]. Tol. 1:3000 [10]. Die Fibrillen gehen aus der Peripherie direkt von Zellfortsatz zu Zellfortsatz, ungleich dick und oft verklebt; isolierte Fibrillen können doch ziemlich weit verfolgt werden. Geronnenes Plasma weniger gefärbt als bei Fig. 5—8. Der Schrumpfungsraum gross. — Vergrösserung 1250×. — Die Zellen in diesem Präparat waren sonst stark überfärbt; diese Zelle machte eine Ausnahme.

Fig. 10. Vorbehandlung nach Bethe mit Salpetersäure 5%; nachher Pyridin 100% nach Donaggio (Bp_5). Diff. Obj. dest. Wasser 65° C. [6]. Thi. 1:10000 [32]. Die Fibrillen sind auch in den Dendriten ver-

klebt, bilden aber besonders in der Nähe des Kerns feinmaschige Netze mit Verklebungen. Nur einzelne Fibrillen treten direkt von dem einen Fortsatz in den anderen über; die meisten sind so geschlängelt, gewunden und verklebt, dass ihr Verlauf sich nicht verfolgen lässt. Stellenweise ist geronnenes Plasma mitgefärbt. Der Schrumpfungsraum ist gross, aber nicht so gross wie in den Fig. 5, 6 und 7. — Vergrösserung 850×.

Fig. 11. Vorbehandlung nach Bethe mit Salpetersäure 5%. Nachher Pyridin 100% nach Donaggio (Bp_6). Diff. Obj. dest. Wasser 72° C. Tol. 1:3000 [1000]. Grobe Fibrillenbalken sind verklebt, auch in den Dendriten. Die ganze Zelle ziemlich stark gefärbt, besonders gut geronnenes (nicht gezeichnetes) Plasma. Der Schrumpfungsraum ist gross. — Vergrösserung 1250×.

Fig. 12. Fixierung mit Pyridin in steigender Konzentration (Don. III, 2; siehe oben, Seite 111). Diff. Obj. dest. Wasser 63° C. [3]. Tol. 1:1000 [10]. Die Fibrillen sind ziemlich gleich dick, oft verklebt, geschlängelt und gewunden, aber lassen sich, wenn auch mit Schwierigkeit, isoliert verfolgen. Geronnenes Plasma sehr schwach gefärbt. — Der Schrumpfungsraum ziemlich gross. — Vergrösserung 1250×.

Fig. 13. Fixierung mit Pyridin in steigender Konzentration (Don. III, 2). Diff. Obj. dest. Wasser 63° [7]. Thi. 1:10000 [23]. An der Peripherie gehen die Fibrillen direkt aus dem einen Zellfortsatz in den anderen; die Zentralfibrillen sind stark gefärbt und bilden ein grobmaschiges Netz, wo die einzelnen Fibrillen sich nicht mehr verfolgen lassen. Viel geronnenes Plasma mitgefärbt. Schrumpfungsraum gross. — Vergrösserung 850×.

Fig. 14. Fixierung mit Pyridin in steigender Konzentration (Don. III, 2). Diff. Obj. dest. Wasser 63% [7]. Thi. 1:10000 [23]. Auf der einen Seite der Zellen gehen ziemlich viele Fibrillen ungeteilt durch; in der Nähe des Kernes sind die Zentralfibrillen unter vielen Verklebungen zu einem Netz verbunden, in welchem aber einzelne Fibrillen sich weit verfolgen lassen. Einzelne Verklebungen kommen auch in den Dendriten vor. Der Schrumpfungsraum nicht sehr gross. — Vergrösserung 1250×.

Aus dem I. anatomischen Institute zu Wien.

Studien über Langerhanssche Inseln.

Von

Konrad Helly, Assistent.

Hierzu Tafel X.

Im Laufe der letzten Jahre ist die Literatur über die sogenannten Langerhansschen Zellinseln des Pankreas bedeutend angewachsen, wobei die Ansicht, welche ihnen eine wichtige Rolle in der Pathologie des Diabetes mellitus zuerkennt, immer mehr an Boden gewinnt. Umsomehr muss es Wunder nehmen, dass die Frage nach ihrer wahren Natur, ob sie nämlich Organe sui generis oder nur eine gewisse Modifikation des übrigen Pankreasgewebes seien, noch immer nicht allerseits in gleichem Sinne beantwortet wird. Die Mehrzahl der Forscher scheint allerdings der ersteren Auffassung zu huldigen und ich verweise diesbezüglich auf das eingehende Referat von Sauerbeck (Ergebnisse von Lubarsch und Ostertag, VIII), sowie auf die erst kürzlich erschienene Arbeit von Pensa (Internat. Monatsschr. für Anat. u. Phys., XXII). Dagegen vertritt in neuester Zeit Karakascheff (D. Arch. f. klin. Med. LXXXII) wieder die Behauptung von der Pankreasnatur der Zellhaufen auf Grund von Untersuchungen, welche an Diabetesmaterial vorgenommen wurden (Siehe auch bezüglich der Literatur die Arbeit von Reitmann in der Zeitschr. f. Heilk. XXVI). Ohne hier auf die schon von verschiedenen Seiten behandelten Möglichkeiten histologischer Trugbilder eingehen zu wollen, welche das Studium der genannten Gebilde erschweren, möchte ich doch die Bemerkung nicht unterdrücken, dass in einer Frage, in welcher die Histologie des normalen Organes noch Streitfragen birgt, die des pathologisch veränderten mit umso grösserer Vorsicht zu behandeln ist; namentlich gilt dies für Regenerationsbilder und deren Deutung in bezug auf das aus ihnen entstehende Gewebe.

Für einen weitaus sicheren Weg darf man wohl das Studium der Histogenese halten, soweit es an embryologischem Materiale möglich ist, sowie dessen phylogenetische Vergleichung mit tiefer

stehenden Tieren. Merkwürdigerweise wurde gerade diese Richtung bisher in der Forschung der Langerhansschen Zellhaufen nur von wenigen Autoren gepflegt und es dürfte daher gerechtfertigt erscheinen, wenn im Folgenden über derartige vergleichende Untersuchungen berichtet wird. Naturgemäss wird sich daher eine Zweiteilung der Arbeit ergeben, deren erster Teil der embryologischen Entwicklung gewidmet sein soll, wie sie sich an einem besonders zu deren Studium geeigneten Tiere, dem Meerschweinchen, darstellt, während der zweite Teil dem Vergleiche mit Verhältnissen dienen wird, wie sie sich bei gewissen Selachiern finden. Dass gerade diese Tiere gewählt werden, hat nicht zum geringsten seinen Grund in dem bisher noch nicht sicher festgestellt gewesenen Vorkommen von den Langerhansschen Zellhaufen gleichzusetzenden Gebilden bei ihnen, ferner aber darin, dass, nachdem diese Feststellung einmal gelungen war, sich durch den obengenannten Vergleich für die Auffassung der Zellhaufen belangreiche Schlüsse ziehen liessen.

Die erste Entwicklung der Langerhansschen Inseln beim Meerschweinchen.

Da das Meerschweinchenpankreas sich durch einen besonderen Reichtum an auffallend grossen, zum Teil schon mit freiem Auge sichtbaren Langerhansschen Inseln auszeichnet, lag es nahe, bei diesem Tiere das Studium der Zellhaufenentwicklung begünstigende Verhältnisse zu erwarten. Tatsächlich wurde diese Erwartung vollkommen befriedigt und es gelang mir. an einer grossen Zahl von Embryonen dieses Tieres mit Leichtigkeit, die gesuchten Gebilde bis zu sehr frühen Stadien hinab zu verfolgen. Insgesamt wurden 25 Stadien untersucht, von denen weitaus die meisten bezüglich ihrer grössten Länge sich zwischen $2^1/_2$ mm und 24 mm befanden. Einen Teil derselben habe ich in der von mir anderenorts (Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. XX) angegebenen Weise mit bestem Erfolge fixiert, wodurch auch Färbungen mit basischsauren Gemischen, welche nebst den sonst für Embryonaluntersuchungen gebräuchlichen Färbemethoden gleichfalls in Anwendung kamen, in vorteilhafter Weise begünstigt wurden. Die Schnittdicke, in der Regel 10 μ, bewegte sich bis zu $2^1/_2$ μ hinab, was namentlich bei den jüngeren Stadien von Vorteil war.

Um nicht durch die Beschreibung allzusehr zu ermüden, werde ich von der Schilderung der Zellhaufenentwicklung in jedem einzelnen Stadium im allgemeinen Abstand nehmen und mich darauf beschränken, lediglich die charakteristischen Stufen vorzuführen, wobei im Gegensatze zum Untersuchungsgange, welcher bei den ältesten Embryonen (105 mm) begann, mit den jüngsten der Anfang gemacht werden soll.

Untersucht man das dorsale Pankreas — ein ventrales kommt dem Meerschweinchen nach meinen Untersuchungen (Arch. f. mikr. An. LVII) ja nur ganz vorübergehend zu — in einem Zeitpunkt, in welchem es noch nicht über die Bildung der Darmrinne hinausgekommen ist, so vermag man selbst bei aufmerksamster Betrachtung mit den gegenwärtigen Hilfsmitteln der mikroskopischen Untersuchung an dessen einzelnen Zellen keine Unterschiede wahrzunehmen. Nicht so, sobald aus der Rinne eine solide Knospe geworden ist, welche sich vom Darme bereits abgeschnürt hat. Zu einem Zeitpunkte, in welchem von einer Gangbildung in dieser Knospe noch nichts zu sehen ist, bei Embryonen von 5—6 mm Länge, bemerkt man beispielsweise nach Färbung mit Ehrlichs Triazid oder Hämalaun-Orange-Rubin zwischen den übrigen Zellen der Pankreasanlage einzelne, welche sich schon bei mittelstarker Vergrösserung von ihrer Umgebung deutlich abheben (Fig. 1), da sie dunkler erscheinen. Untersucht man sie mit starken Systemen, so zeigt sich, dass sie ihr Aussehen einer verdichteten Zone ihres Protoplasmas verdanken. Diese Verdichtung liegt im allgemeinen in der Nähe des Zellkernes, ist von rundlicher, mehr minder deutlich abgegrenzter Form und füllt das Innere des Zellkörpers nicht vollständig aus (Fig. 2). Granulationen sind in ihr nicht kenntlich. Diese Zellen sind im Ganzen durchschnittlich grösser als die übrigen; eine für ihre Topographie in der Pankreasanlage bezeichnende Angabe lässt sich nicht machen.

Hand in Hand mit der Umformung des Zellprotoplasmas geht da und dort auch eine Veränderung des Kernes, welcher ein wenig chromatinärmer und grösser, sozusagen blasiger zu werden beginnt. Inzwischen setzt die Lumenbildung in der bis dahin solid gewesenen Pankreasanlage ein, teils durch Fortsetzung des Darmlumens in den späteren Ausführungsgang der Drüse, teils, wie es scheint, unabhängig hiervon durch Auseinander-

weichen der Zellen an verschiedenen Punkten der Anlage. Mit diesem Vorgange ist aber eine für die vorbeschriebenen Zellen eigentümliche Erscheinung verknüpft, welche für die spätere Anordnung derselben und der aus ihnen entstehenden Gebilde von höchster Wichtigkeit ist. Es zeigt sich nämlich, dass sie an dieser Lumenbildung gänzlich unbeteiligt sind, da es mir wenigstens nicht möglich war, sie irgendwo in zweifelloser Weise an der Umrandung der neu aufgetretenen Lichtungen direkt teilnehmen zu sehen. Immer liess sich noch zwischen beiden eine ganze Zelle oder doch wenigstens der abgeschnittene Rest einer solchen wahrnehmen. Fig. 3, welche einem 12 mm langen Embryo entnommen ist, zeigt diese Lagebeziehung. In diesem Stadium ist die Pankreasanlage bis an die Vena omphalomesenterica herangewachsen und hat bereits begonnen, dieselbe zu umwachsen, ohne jedoch eine weitergehende Verzweigung durch sekundäre Knospenbildung aufzuweisen. Das geschilderte Verhalten der betreffenden Zellen ist zwar an Stadien unter 12 mm Länge auch schon zu bemerken, da ja die Lumenbildung bereits früher einsetzt; es wurde jedoch dieses zur Abbildung gewählt, da an demselben schon eine grössere Mannigfaltigkeit an eben erst auftretenden und an bereits im Fortschreiten begriffenen Lichtungen vorhanden ist, die lediglich durch Auseinanderweichen der Zellen zustande zu kommen scheinen.

Die Folge des soeben geschilderten Abdrängens der im Bau von den anderen Zellen der Pankreasanlage so auffällig abweichenden Zellen ist ein bei geeigneter Färbung äusserst scharfes Abstechen derselben von ihrer Umgebung. Schon bei schwächerer Vergrösserung erscheinen sie jetzt deutlich sichtbar als ein vielfach unterbrochener Saum am Umfange der genannten Anlage. Ihr Protoplasma hat übrigens neuerlich eine Differenzierung erfahren, welche nicht nur den umgebenden Zellen mangelt, sondern welche auch zu keiner Zeit an diesen, wie wir sehen werden, das eigentliche Pankreassekret liefernden Zellen auftritt. Die ursprüngliche Verdichtung hat sich nämlich über den ganzen Zelleib ausgedehnt, stellenweise noch eine dunklere Mitte zeigend, und lässt sich nun bei starker Vergrösserung als zusammengesetzt aus einer ausserordentlich feinen Granulation erkennen, welche mit sauern Farben darstellbar ist. Von einer Zymogenkörnelung ist zu dieser Zeit in den anderen Zellen noch

nichts zu sehen und ich will gleich vorwegnehmen, dass diese, viel später auftretend, von Anbeginn ihres Erscheinen einen ganz anderen Eindruck hervorruft, sowohl was ihre bekannte Anordnung im Zelleibe betrifft, als auch in bezug auf Farbe und Grösse ihres Kornes.

Schliesslich sei hier noch eines Umstandes Erwähnung getan, der, später immer deutlicher werdend, schon jetzt an manchen Stellen zur Geltung kommt. Er besteht darin, dass einzelne der beschriebenen Zellen auffallend stark die Grenzlinie der Drüsenanlage vorbuchten, was seinen Grund weniger in einer besonderen Grösse der Elemente hat, als vielmehr darin, dass sie gleichsam aus dem übrigen Zellverbande abgedrängt werden. Welcher Ursache diese Erscheinung zuzuschreiben ist, ob sie die Folge eines rein mechanisch wirkenden Vorganges im Zellenwachstum oder Ausdruck einer Art Auswanderung ist, vermag ich jedoch nicht anzugeben.

Der Verlauf der weiteren Entwicklung bringt es nun mit sich, dass diese aus dem übrigen Zellverbande abgedrängten Elemente entweder kleinste Reihen aus zwei bis drei nebeneinanderliegenden Zellen bilden, oder auch vereinzelt liegen; dieselben gestalten sich, auf längere Strecken verfolgt, zu einer zwar vielfach unterbrochenen, aber dennoch eine gewisse Regelmässigkeit des Bildes zeigenden äusseren Zellage der primären Pankreasverzweigung, wie diese durch das Auftreten sekundärerer Sprossen aus der ursprünglichen Drüsenanlage zustande kommt. Das Lumen der Drüsengänge erscheint demnach von einer doppelten Zellreihe begrenzt, wovon die innere aus durchaus gleichartigen Zellen besteht, während die äussere teils aus solchen, welche denen der inneren gleichen, zusammengesetzt ist, teils aus den vorbeschriebenen in anderer Richtung differenzierten. Diese sind auch jetzt wieder durch ihre dunklere Färbung schon bei schwächerer Vergrösserung kenntlich. Fig. 4 stellt diese Verhältnisse nach einem 18 mm langen Embryo dar. Ich lege auf diese Entwicklungsstufe besonderen Wert, da sie das Verständnis des Pankreas, wie es gewissen Selachiern zukommt, meiner Ansicht nach in besonderem Maße zu fördern geeignet ist. Das Nähere über diesen Punkt soll später ausgeführt werden.

Hat bisnun die Entwicklung der beiden Zellarten in der Pankreasanlage annähernd gleichen Schritt gehalten, beginnt jetzt

mit der zunehmenden Verzweigung dieser ein entschiedenes Überwiegen der die Ganglichtungen unmittelbar begrenzenden Zellen. Die Elemente der zweiten Zellgattung machen inzwischen eine weitere Veränderung in ihren topographischen Lagebeziehungen zueinander und zu ihrer Umgebung durch, was darin zum Ausdrucke gelangt, dass sie sich zu kleinsten Häufchen aneinander zu legen beginnen. Es unterliegt für mich kaum einem Zweifel, dass diese Aneinanderlagerung teilweise auch vonseiten einander zugekehrter Zellgruppen benachbarter Pankreasverzweigungen zustande kommt, wie es Laguesse (Journ. de l'anat. et Phys. XXXII) in ähnlicher Weise beim Schafe anlässlich der Entwicklungsgeschichte der Langerhansschen Inseln daselbst beschreibt. Da das Mesenchymgewebe sich zu dieser Zeit zwischen die so entstehenden Zellgruppen und die Gangepithelien einzuschieben beginnt, kann man tatsächlich nun schon von ersteren als von „intertubulären Zellhaufen" sprechen, wie ja eine der synonymen Bezeichnungen der Langerhansschen Inseln lautet (Fig. 5).

Wie aus der Abbildung ebenfalls ersichtlich ist, treten in diesem Stadium — es handelt sich um einen Embryo von 33 mm grösster Länge — auch schon allenthalben Kapillaren in der Pankreasanlage auf, ohne dass es jedoch möglich wäre, von charakteristischen Beziehungen derselben zu den Zellhaufenanlagen zu sprechen, mit welchen wir es wohl zweifellos bei den vorbeschriebenen Bildungen zu tun haben. Immerhin verdient aber bemerkt zu werden, dass auch in deren unmittelbarer Nähe sich Kapillargefässe vorfinden.

Ähnlich dem vorigen Stadium verdient auch dieses wieder besondere Aufmerksamkeit, da es mit dem ersten Auftreten wirklicher, vom übrigen Pankreasdrüsengewebe in Sonderung begriffener Zellhaufen noch die Eigentümlichkeit der früheren Stadien verbindet, nämlich die zweifache Lage von Gangepithelien, von denen natürlich nur in der äusseren die zur Bildung der Langerhansschen Inseln führenden zu finden sind. Wir werden sehen, dass dieser ontogenetische, nur vorübergehende Zustand sein Analogon in einer phylogenetisch wichtigen Dauerform bei gewissen Selachiern findet.

Mit dem gegenwärtigen Stadium ist jener Entwicklungsgrad der Langerhansschen Inseln erreicht, welcher als Abschluss der primären Ausbildung derselben bezeichnet werden darf. Da es

mir mit Rücksicht auf die bereits eingangs erwähnten, die Literatur ausführlich berücksichtigenden Arbeiten, denen ich das Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie von Oppel selbstverständlich anreihen muss, überflüssig erscheint, ausführlich auf frühere Arbeiten anderer Autoren einzugehen, dürfte wohl der kurze Hinweis genügen, dass sich in der schon genannten Arbeit von Laguesse manche ähnliche Schilderung für das Schaf findet, wie sie hier für das Meerschwein gegeben wurde. Als am wichtigsten in dieser Beziehung ist wohl anzusehen, dass auch bei jenem Tiere die erste Anlage Langerhansscher Inseln schon zu einer Zeit erfolgt, in welcher die Aushöhlung der Pankreasgänge noch nicht begonnen hat, und zwar geschieht es ebenfalls zunächst in der Form des Auftretens besonderer „cellules troubles". Andererseits aber entfernt sich die von mir beobachtete Zellhaufenentwicklung des Meerschweinchens von der nach Laguesse beim Schafe stattfindenden insofern, als der hier angeblich vorhandene Wechsel primärer und sekundärer Inselbildung dort fehlt.[1])

Mit Rücksicht darauf, dass die weitere Ausbildung Langerhansschen Inseln im allgemeinen beim Meerschwein in ähnlichen Zügen verläuft, wie sie von Küster (Arch. f. mikr. An. LXIV) für den Menschen beschrieben wurde, mag es genügen, wenn hier nur mehr ein Stadium vorgeführt wird. Dasselbe sei durch einen Embryo von 56 mm Länge gegeben, bei welchem (Fig. 6) nicht nur die Trennung der Zellhaufenanlagen von denen der Drüsenacini des eigentlichen Pankreas vielfach eine vollständigere geworden ist, sondern wo der Unterschied beider noch erhöht wird durch das bereits erfolgte Auftreten von Zymogenkörnchen. Diese sind schon bei mittelstarker Vergrösserung durch eine dunklere Färbung der die Drüsenlichtungen unmittelbar begrenzenden Innenzone der einzelnen Pankreaszellen kenntlich. Bei starker Vergrösserung unterscheiden sie sich von der feinen Granulierung der Langerhansschen Zellen in erster Linie, wie

[1]) Anmerkung bei der Korrektur: Während des Druckes dieser Arbeit erschien der II. Teil von Diamares Arbeit (Int. Monatsschr. f. An. u. Phys. XXII), worin der Autor an Wiederkäuer- und menschlichen Embryonen ähnliche Bilder beschreibt, wie sie oben gegeben wurden und sich auf Grund derselben gegen Laguesse (angebliche Identität von Pankreas- und Zellhaufengewebe) ausspricht.



schon oben bemerkt, durch ihr viel gröberes Korn. Ferner unterliegt es keinem Zweifel, dass nun auch schon die eigentümliche Versorgung der Zellhaufen mit Blutgefässen angebahnt ist, indem man diese bereits mehrfach in jene hineingewuchert sehen kann. Es geht aus diesem Verhalten jedenfalls hervor, dass die Langerhansschen Inseln in ihrer Anlage nicht durch die Ausbildung des Gefässystems, sondern umgekehrt diese durch jene bedingt wird. Dass es aber zu einer solchen Gefässausbildung kommt, spricht, wie ich in Übereinstimmung mit anderen Autoren annehmen muss, wohl sehr deutlich für den besonderen Organcharakter der Zellhaufen.

Überblicken wir nun den ersten Entwicklungsgang der Langerhansschen Inseln in seiner Gänze, wie er sich beim Meerschweinchen darstellt, so verläuft er folgendermaßen:

Zu sehr früher Zeit, in der die Pankreasanlage noch eine solide Knospe bildet, treten zwischen den Zellen derselben einzelne hervor, welche sich durch eine in der Nähe des Zellkernes beginnende Verdichtung des Protoplasmas auszeichnen.

Das Auftreten der Lichtungen im Pankreas erfolgt ohne Beteiligung der Zellen mit dem verdichteten, eine feine Granulation aufweisenden Protoplasma.

Diese Vorläufer der Langerhansschen Inseln bilden zunächst an den primären Pankreasgängen eine vielfache unterbrochene äussere Zellage des mindestens doppelreihigen Epithels derselben.

Die schon frühzeitig einsetzende Abdrängung einzelner Langerhansscher Zellen aus dem eigentlichen Pankreaszellenverbande und ihre gegenseitige Aneinanderlagerung führt zur ersten Bildung der späteren Zellhaufen, an welchem Vorgange sich das Mesenchym beteiligt.

Schliesslich kommt es durch Einwuchern von Blutgefässen zur Entstehung des für die fertigen Langerhansschen Inseln charakteristischen Gefässsystems.

Den Langerhansschen Inseln entsprechende Gebilde im Pankreas von Selachiern.

Bisher wurde von allen Seiten übereinstimmend gemeldet, dass die Selachier keine Langerhansschen Inseln besässen. Wohl aber käme einigen von ihnen ein doppelreihiges Epithel der mittleren Ausführungsgänge zu (Diamare, Oppel u. a.), während insbesondere bei Raja (Oppel) im Gefolge derselben Zellenanhäufungen vorhanden seien, welche nicht den Charakter der übrigen Pankreaszellen, wohl aber mit diesen gemeinschaftliche Ausführungsgänge der von ihnen gebildeten Lichtungen besässen. Immerhin wird aber die Möglichkeit eingeräumt, dass man es hier mit besonderen, niedriger entwickelten Formen der Zellhaufen zu tun habe (Oppel in: Erg. f. Anat. u. Entw. XIII).

In früherer Zeit war an dem angeblichen Fehlen dieser Gebilde bei obigen Tieren nicht unbedingt zu zweifeln, da es ja auch bei höher stehenden Wirbeltieren als bei den Selachiern vorkommen sollte. Nun sich aber nach und nach herausgestellt hat, dass diese Angaben unzutreffend sind — bezüglich des Salamanders habe ich mich selbst hiervon überzeugt — musste eine Nachuntersuchung von Selachiermaterial schon eher erforderlich scheinen. Vollends bekräftigt aber wurde dieses Erfordernis in neuester Zeit durch die Untersuchungen Pensas (l. c.), der in Bestätigung und weiterer Ausarbeitung früherer Befunde von Giacomimi auch bei Cyclostomen in deren doch tiefstehendem Pankreas unzweifelhafte Zellhaufen fand, eine Angabe, deren Richtigkeit ich auf Grund eigener Nachuntersuchung vollinhaltlich bekräftigen kann.

Meine Untersuchungen über den vorliegenden Gegenstand, welche schon seit längerer Zeit begonnen, durch zwischenliegende Arbeiten jedoch mehrfach unterbrochen wurden, hat zum Teil die hohe kaiserliche Akademie der Wissenschaften in Wien durch ihre Unterstützung gefördert, wofür ich an dieser Stelle meinen wärmsten Dank ausspreche. Das verwendete Material betraf Exemplare von Mustelus laevis, Scyllium stellare, Torpedo marmorata und Raja asterias; ein Teil desselben wurde mit blauer Gelatinemasse vom Herzen aus injiziert, wobei ich mich von der Erwägung leiten liess, dass etwa vorhandene Zellhaufen schon vermöge einer eigenartigen Anordung der Blutkapillaren

gekennzeichnet sein dürften, welche Erfahrung mir schon für die betreffenden Gebilde anderer Wirbeltiere zu Gebote stand.

Was nun meine Befunde anlangt, liegt es bei den schon vorhandenen gründlichen Untersuchungen Anderer in der Natur der Sache, dass ich, namentlich in betreff der feineren histologischen Struktur der fraglichen Zellen, nichts neues berichten kann. Wohl aber glaube ich, dies teilweise tun zu können, soweit es sich um Anordnung und Auffassung handelt. Schon der Vergleich des bisher hierüber Bekannten mit den oben geschilderten Entwicklungsvorgängen bei lavia lässt es als wahrscheinlich erscheinen, dass unter der Voraussetzung, dass den Selachiern überhaupt Zellhaufen ähnliche Gebilde zukämen, diesbezüglich bei verschiedenen Spezies eine verschieden weitgehende Ausbildung zu erkennen sei. So müsste es bei Raja, wo nebst dem doppelten Gangepithel einzelne, nach Oppel pseudo-intertubuläre, Zellhaufen vorhanden sein sollen, entschieden zu einer weitergehenden Entwicklung derselben gekommen sein, als etwa bei Scyllium, wo sich (siehe Diamares[1]) Abbildungen, Internat. Monatsschr. f. An. u. Phys. XVI) nur das zweifache Epithel finde.

Die Tatsachen bestätigen, wie mir scheint, diese Vermutung vollauf. Bei Torpedo marmorata findet sich nämlich eine Anzahl von Zellenanhäufungen, welche mit den Zellen der äusseren Gangepithelien vollständig in ihrem histologischen Baue übereinstimmen (Fig. 7) und die sich immer als solide, lichtungslose Gebilde bis an einen Gang verfolgen lassen. Dazu kommt noch, dass diese Anhäufungen von einem bindegewebigen Gerüste teilweise durchzogen werden und ein bedeutend reicher entwickeltes Blutkapillarsystem aufweisen, als das umgebende eigentliche Pankreasdrüsengewebe. An Injektionspräparaten ist die Ähnlichkeit mit solchen von sicher Zellhaufen enthaltenden Bauchspeicheldrüsen anderer Tiere sehr sinnfällig.

Nicht alle diese Anhäufungen sind sozusagen seitliche Anhänge des Gangwerkes. Viele sind geradezu um einzelne Gänge herum mehr minder konzentrisch angeordnet, in welchem Falle dann diese zunächst ihr doppeltes Epithel zeigen, an dessen

[1]) In dieser Arbeit wie in der vorhin angemerkten Fortsetzung findet sich die Auffassung dieses Epithels als Analogon der Zellhaufen mit Vorsicht angedeutet. (Anmerkung bei der Korrektur.)



äussere Lage, ihr vollkommen gleichend, aber doch durch Bindegewebe und Kapillargefässe von ihr getrennt, die erwähnten Anhäufungen folgen. Diese zeigen ihrerseits natürlich keine Lichtungen — vorausgesetzt, dass ihre histologische Fixierung tadellos ist. Man kann sich aber mit Leichtigkeit davon überzeugen, dass schon geringe Grade von Schrumpfung der Zellen hinreichen, solche Lichtungen vorzutäuschen. Dass es sich hierbei wirklich nur um Kunstprodukte handelt, ist aus der Verfolgung lückenloser Schnittreihen ohne weiteres ersichtlich. Es zeigt sich nämlich dann, dass diese scheinbaren Lichtungen ebenso unvermittelt im ganzen intertubulären Zellhaufen — denn um solche handelt es sich wohl — aufhören, wie sie darin begonnen haben, dass sie ferner nirgends mit den Lichtungen wahrer Pankreasgänge in unmittelbarem Zusammenhange stehen, sowie endlich, dass ihre Form eine unregelmässige, deutlich rissige und von Schnitt zu Schnitt wechselnde ist.

Es heisst wohl kaum, den Verhältnissen sonderlichen Zwang antun, wenn man diese Form der Langerhansschen Inseln als den erhalten gebliebenen und in seiner Form vollständigen ausgebildeten Zustand auffasst, welchen ich beim Meerschweinchenembryo in Fig. 5 abgebildet habe. Hier war es allerdings nur ein vorübergehender Zustand in der Entwicklung; aber er war ebenfalls dadurch gekennzeichnet, dass sich nicht nur das doppelte Drüsengangepithel der jüngeren Stadien vorfand, sondern dass es schon zur Ausbildung kleiner Zellhaufen gekommen war, welche ihren Zusammenhang mit dem Gangwerk noch nicht eingebüsst hatten. Stellt man sich nun vor, dass im Verlaufe der weiteren Entwicklung dieser Zusammenhang erhalten bleibt, nun so kann es füglich zu keiner anderen Form der Zellhaufen kommen, als zu der hier beschriebenen, welche der von Laguesse bei Galens canis als Zellhaufen gedeuteten Bildung (Bibliogr. anat. X) sehr ähnlich ist.

Fragt man nach dem Grunde dieser Rückständigkeit gegenüber dem sonst in der Wirbeltierreihe gewöhnlich zu findenden Entwicklungsgrade der Zellhaufen, so sind zwei Möglichkeiten zunächst zu erwägen. Die eine besteht darin, dass entsprechend der niedrigeren Ausbildung der Selachier überhaupt auch in diesem erst sekundär aus der Pankreasanlage sich differenzierenden Gewebe nur ein geringerer Ausbildungsgrad erreicht wird. Die

zweite Möglichkeit kann ihre Erklärung in der Entwicklungsgeschichte der Zellhaufen bei den Selachiern selbst finden. Kommt es nämlich verhältnismässig spät, wenn das eigentliche Pankreasdrüsengewebe schon zu einem fester gefügten Organe geworden ist, zur Differenzierung der Zellhaufenelemente, so ist es wohl verständlich, dass deren Abdrängung von ihrem Mutterboden, dem Gangepithel, keine sehr weitgehende sein kann. Letztere Erklärung erscheint mir gegenwärtig als die wahrscheinlichere, wenngleich ich bemerken muss, dass meine Untersuchungen hierüber bisher nur spärlich sind und mich noch keineswegs zu einem sicheren Urteile berechtigen.

Hält man daran fest, dass die Langerhansschen Inseln also auch in einer Form dauernd ausgebildet sein können, welche sich in betreff der Anordnung und Verteilung von derjenigen nicht weit entfernt, welche sie zur Zeit ihres Auftretens beim Embryo zeigen, so kann es kaum mehr überraschen, wenn man sie in noch früherer Stufe als bei Torpedo antreffen sollte. In der Tat halte ich jene Form des Gangepithels, welche etwa Scyllium und Mustelus zeigen, für eine solche niedrigere. Vergleicht man Fig. 8, welche einem Exemplar von Mustelus laevis entnommen ist, mit Fig. 4 (Meerschweinchen), so ist der Ausbildungsunterschied der äusseren Epithelreihe beider wohl hauptsächlich darin zu erblicken, dass bei Mustelus die Langerhansschen Zellen auf grössere Strecken aneinander schliessen als beim Meerschweinchenembryo, wo sie vielfach durch indifferente Zellen der Anlage getrennt sind. Ist also bei Mustelus ebenfalls sozusagen eine embryonale Entwicklungsstufe anderer Tiere als Dauerform weiter ausgebildet, bleibt doch noch ein stufenweiser Unterschied hierin gegenüber dem Zustande bei Torpedo bestehen, indem letzterer weiter vorgeschritten ist. Wohl gewinnt es an Schnitten durch das Mustelus-pankreas oft den Anschein, als wenn daselbst ebenfalls vom Gangwerk unabhängige, nur in seitlicher Verbindung mit demselben stehende Zellhaufen zu finden wären; eine Verfolgung von Schnittreihen ergibt aber, dass es sich in solchen Fällen nur um Tangentialschnitte durch die äussere Zellage von Gängen handelt. Dementsprechend vermisst man auch immer jene Bindegewebszüge und Kapillargefässe innerhalb dieser scheinbaren Zellhaufen, die man bei Torpedo findet. Wohl aber hält sich die Verzweigung der Blutgefässkapillaren regelmässig an die der Gänge, sodass

deren Aussenseite mit vielen von ihnen in unmittelbarer Berührung ist. Ich will es dahingestellt sein lassen, ob man hierin eine der Gefässversorgung der Langerhansschen Inseln an die Seite zu setzende Einrichtung vor sich hat.

Nebenbei will ich bemerken, dass die bei Mustelus besonders deutliche feine Granulierung die Ähnlichkeit mit jenem vorerwähnten embryonalen Meerschweinstadium nur erhöht, da, wie wir gesehen haben, auch bei diesem die Langerhansschen Zellen, soweit sie entwickelt sind, bereits eine Granulation erkennen lassen. Dabei sei ausdrücklich hervorgehoben, dass Übergänge der feinen Zellhaufengranula in die groben Zymogenkörnchen sich an klaren, jede Täuschung ausschliessenden Präparatstellen, wie sie durch dünne Schnitte geboten werden, mit voller Sicherheit ausschliessen lassen. Wenn es doch irgendwo den Anschein hat, als lägen beide Zellarten in einem Gange unmittelbar nebeneinander, dann kann man sich durch Verfolgen der Serie leicht davon überzeugen, dass es sich hierbei um den Übergang eines Drüsenalveolus in den Ausführungsgang handelt, wobei ersterer eben angeschnitten, letzterer aber in grösserer Ausdehnung getroffen ist.

Nicht zu verwechseln mit den Langerhansschen Zellen sind die namentlich im Gefolge der Blutgefässe bei Scyllium und Mustelus vorkommenden Einlagerungen lymphoider Zellen. Dass es sich wirklich um solche handelt, kann man, abgesehen von geeigneten Färbungsmethoden, auch durch das Auffinden von Gefässen entscheiden, in deren Wand solche Zellen in Diapedesestellung stecken. Mir gelang es in einem Falle, diese Erscheinung an einem einzigen Gefässdurchschnitt in unzweifelhafter Weise an zwei Stellen der Gefässwandung nachzuweisen. Ein weiteres Eingehen auf die Bedeutung dieser Erscheinung gehört jedoch nicht in den Rahmen der vorliegenden Mitteilung.

Was nun die Verhältnisse bei Scyllium stellare und Raja asterias anlangt, so schliesst sich ersteres vollkommen an Mustelus laevis an; für letztere erwartete ich mit Rücksicht auf Oppels Beschreibung gleiches gegenüber Torpedo marmorata. Diese Erwartung wurde ziemlich gerechtfertigt, soweit der histologische Bau der Langerhansschen Zellen in der äusseren Epithellage der Gänge in Betracht kommt. Hingegen vermisste ich abgegrenzte Zellhaufen in der Nähe der Gänge. Da mir jedoch nur ein

einziges histologisch verwertbares, ziemlich junges Exemplar dieser Spezies zu Gebote stand, so will ich die Möglichkeit des Vorhandenseins solcher Zellhaufen bei anderen und älteren nicht in Abrede stellen.

Es fragt sich nun noch, ob wir wirklich berechtigt sind, die im Selachierpankreas vorkommenden Gebilde, bezw. besonders differenzierten Gangepithelien als den Langerhansschen Inseln anderer Tiere gleichzusetzende Organe aufzufassen. Wiewohl der unzweideutigste Beweis für eine solche Berechtigung durch die Funktionsprüfung erbracht werden müsste, glaube ich doch, dass auch die bereits bekannten morphologischen Merkmale hierzu ausreichen. Denn abgesehen davon, dass im gegenteiligen Falle dem Selachierpankreas ein in der ganzen übrigen, eine solche Drüse besitzenden Wirbeltierreihe sonst fehlender Bestandteil zukäme, und umgekehrt ein eben dieser allgemein zukommender fehlte, sprechen wohl in erster Linie die Befunde bei Mustelus sowie der Vergleich mit der Zellhaufenentwicklung beim Meerschweinchen dafür, dass die Selachier nicht nur „pseudo-intertubuläre" sondern wirkliche solche Zellhaufen besitzen. Dass diese einen phylogenetisch niedrigeren Ausbildungsgrad besitzen, darf uns nicht wundernehmen, umsomehr als es sich, wie ich oben gezeigt zu haben glaube, ungezwungen erklären lässt.

Fassen wir also zusammen, so dürfen wir sagen:

Den Selachiern kommen Langerhanssche Zellhaufen in zweierlei Form zu: entweder nur in der einfachsten Ausbildung als doppelreihiges Gangepithel, in dessen äusserer Lage sich die betreffenden, besonders differenzierten Zellen finden, oder in einer höheren Ausbildung, indem sich zu diesem doppelten Epithel noch umschriebene, mit dem Gangwerke in Verbindung bleibende Anhäufungen dieser besonders differenzierten Zellen gesellen.

Das Blutgefäßsystem zeigt namentlich im letzteren Falle den auch sonst für Langerhanssche Inseln charakteristischen Bau.

Die Form, in welcher Langerhanssche Inseln bei Selachiern auftreten, erklärt sich ungezwungen aus dem Vergleich mit der Zellhaufenentwicklung beim Meerschwein.

Schlussbetrachtungen.

Kehren wir nun wieder zum Ausgangspunkte dieser Ausführungen zurück und legen wir uns neuerlich die Frage vor, welcher Natur die Langerhansschen Inseln sind, so kann es kaum mehr einem Zweifel unterliegen, dass wir uns für die grundsätzliche Trennung derselben von dem übrigen Pankreasgewebe aussprechen müssen. Wenn ein Vergleich gestattet ist, so möchte ich auf die Parathyreoidealkörperchen oder noch mehr auf die Marksubstanz der Nebennieren hinweisen, die beide ebenfalls Beispiele der innigen topographischen Lagebeziehung zu gänzlich andersartigem Gewebe liefern und die man gleichfalls lange Zeit für völlig artgleiches Gewebe mit der Schilddrüse, bezw. der übrigen Nebennierensubstanz hielt. Und wenn man gegenüber diesem Vergleiche noch den teilweise oder gänzlich getrennten Mutterboden anführen könnte, aus welchem sich die genannten Gebilde entwickeln, so fällt dieser Einwand weg, wenn wir beispielsweise auf Lunge und Drüsen der Bronchialschleimhaut verweisen, welch letztere wohl niemand trotz ihrer Differenzierung aus dem Epithel der Anlage der ersteren für ein mit jener artgleiches Gewebe erklären wird. Dass im Pankreas die Sache nicht so auf den ersten Blick klar liegt, hat seinen Grund sicherlich nur in dem Umstande, dass es sich hier um die Vereinigung eines Organes mit Ausführungsgang mit einem ohne solchen handelt.

Sauerbeck (l. c.) hat bereits in eingehender Weise für die spezifische Organnatur der Zellhaufen Stellung genommen. Das enthebt mich wohl der Verpflichtung, alle dafür verwertbaren Gründe ins Treffen zu führen. Wohl aber kann ich es nicht unterlassen, die aus der vorliegenden Abhandlung gewonnenen Stützpunkte für diese Auffassung hervorzuheben. In erster Linie zählt hierzu die Histiogenese der Zellhaufen und ihr Vergleich mit der der Pankreasdrüsenzellen. Wo eine derartige grundsätzliche Verschiedenheit nachweisbar ist, bedeutet es doch eine starke Zumutung an die Vorstellungskraft, beide Zellformen als artgleich und physiologisch soweit gleichwertig ansehen zu wollen. Insbesondere der Umstand, dass die Langerhansschen Zellen schon zu einer Zeit eine bis auf die Granulierung fortgeschrittene Differenzierung zeigen, zu welcher die künftigen Pankreaszellen noch ein gänzlich indifferentes Aussehen haben und von einer

Zymogengranulation noch keine Spur zu sehen ist, spricht deutlich gegen die von manchen Seiten behauptete Möglichkeit der Regeneration des Pankreasdrüsengewebes aus dem der Zellhaufen. Es soll hierbei keineswegs in Abrede gestellt werden, dass man in Fällen pathologischer Schädigung des ganzen Pankreas in den letzteren Regenerationsbilder zu Gesichte bekommen kann; diese bedeuten aber dann jedenfalls nur den Ersatz der Zellhaufen und nicht den der Prankreaszellen.

In zweiter Linie ist für die spezifische Organnatur der Langerhansschen Inseln nicht minder der Umstand verwertbar, dass sie tatsächlich von den Cyklostomen angefangen bei allen Klassen und Ordnungen der Wirbeltierreihe anzutreffen sind und sich, soweit Untersuchungen darüber vorliegen, immer nur aus mehr minder undifferenziertem Gangepithel entwickeln, hingegen nicht aus etwa schon Zymogenkörnelung tragenden Alveoluszellen. Dies trifft auch in jenen Fällen zu, wo nicht, wie beim Meerschweinchen, die Zellhaufen, sondern die Pankreaszellen in der Entwicklung vorauseilen. Ich stütze diese Behauptung unter anderem auch auf einige eigene Beobachtungen an Embryonen von Triton taeniatus. Dass aber die Zellhaufen bei allen Tieren nur Funktionszuständen des Pankreas entsprächen, dem widerspricht, selbst wenn man dem behaupteten Mangel von Ausführungsgängen derselben den übrigens unbegründeten Einwand ungenauer Beobachtung entgegenhalten wollte, die Tatsache, dass nicht nur ihr Gefäßsystem sondern (s. Pensa u. a.) auch ihre Nervenversorgung in gänzlich anderer Art angeordnet ist, als im eigentlichen Pankreasgewebe.

In allgemeinen Sätzen ausgedrückt, kann demnach folgendes als gegenwärtig sichergestellt betrachtet werden:

1. Allen Wirbeltiergruppen kommen im Pankreas gelegene, sogenannte Langerhanssche s. intertubuläre Zellhaufen zu.

2. Diese sind Organe sui generis und als solche vom eigentlichen Pankreas im histologischen Aufbau grundsätzlich verschieden.

3. Ihre besondere Organnatur kennzeichnet sich in ihrer Entwicklung dadurch, dass sie, auf entodermaler Grundlage entstehend, sich aus noch

nicht spezifisch differenzierten Epithelien der Pankreasanlage entwickeln.

4. Übergänge zwischen Langerhansschen und echten Pankreaszellen sind zu jeder Zeit ihrer Entwicklung sowohl wie auch im reifen Zustande bei sämtlichen Tieren ausgeschlossen.

5. Die Ansicht, dass sie eine Art Reservematerial zur Regeneration der Pankreaszellen darstellen, ist somit als irrig fallen zu lassen.

Wien, März 1905.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel X.

Sämtliche Abbildungen sind mittels Abbeschen Zeichenapparates in der Höhe des Mikroskoptisches entworfen.

Vergr. für Fig. 1, Zeiss Aprochr. Obj. 4.0 mm, Occ. 6.
„ „ Fig. 2, „ „ Homog. Immers. 2.0 mm, Occ. 6.
„ „ Fig. 3, „ „ „ „ 2.0 mm, Occ. 4.
„ „ Fig. 4—8 Zeiss Aprochr. Obj. 4.0 mm, Occ. 4.

Dg = Drüsengänge, Lz = Langerhanssche Zellen.
c = Blutkapillaren, Gz = Ausführungsgangzellen.

Fig. 1. Pankreas (dorsale) Pd eines Meerschweinembryos von 6 mm gr. L. Die Lichtung des Darmes D findet keine Fortsetzung in die noch ganz solide Pankreasanlage, innerhalb welcher einzelne Zellen Lz durch ihre Grösse und dunklere Färbung auffallen.

Fig. 2. Die mit a bezeichnete Stelle des vorigen Präparates bei stärkerer Vergrösserung. Man erkennt in den Langenhansschen Zellen eine in der Nähe des Zellkernes gelegene dichtere und daher dunkler gefärbte Innenzone des Protoplasmas.

Fig. 3. Aus der Prankreasanlage eines Meerschweinembryos von 12 mm gr. L. Die Aushöhlung der Anlage hat bereits begonnen. Die Langerhansschen Zellen zeigen schon eine deutliche, feine Granulierung, stehen jedoch nirgends mit den neugebildeten Ganglichtungen im unmittelbaren Zusammenhange. Vereinzeit buchten sie (rechts z. B.) die Grenzlinie der Anlage vor. Ihre Kerne sind da und dort ein wenig chromatinärmer und grösser als die der umgebenden Zellen.

Fig. 4. Aus der Pankreasanlage eines Meerschweinembryos von 18 mm gr. L. Die Bildung der Ganglichtungen in der bereits verzweigten Anlage ist weiter fortgeschritten. Gleichwohl sind die Langerhansschen Zellen nirgends mit denselben in Berührung, sondern bilden eine vielfach unterbrochene äussere Zellreihe der Gänge, deren äussere Grenzlinien sie wieder da und dort vorbuchten.

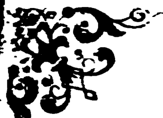
Fig. 5. Aus der Prankreasanlage eines Meerschweinembryos von 33 mm gr. L. Die Abdrängung der bereits zu kleinen Häufchen angeordneten Langerhansschen Zellen aus dem Gangepithel hat weitere Fortschritte gemacht. Es treten bereits allenthalben Blutkapillaren auf, während Mesenchym zwischen Zellhaufen und Gänge eindringt.

Fig. 6. Aus der Pankreasanlage eines Meerschweinembryos von 56 mm gr. L. Es bestehen bereits völlig vom Gangwerk abgetrennte Zellhaufen. Die Durchwachsung derselben mit Blutgefässen hat begonnen, desgleichen die Einlagerung von Zymogenkörnchen in die Pankreaszellen, kenntlich an der dunkleren Färbung ihrer den Lichtungen der Alveolen zugekehrten Innenzonen.

Fig. 7. Aus dem Pankreas von Torpedo marmorata. Die Langerhansschen Zellhaufen gleichen im histologischen Zellbilde den Aussenzellen der Gänge und sind durch eingelagerte Bindegewebsfasern und Blutkapillaren als wahre Zellhaufen zum Unterschiede von Tangentialschnitten durch Gangwandungen gekennzeichnet.

Fig. 8. Aus dem Prankreas von Mustelus laevis. Die Aussenlage der Gangepithelien besteht fast ausschliesslich aus Langerhansschen Zellen. In ihrer unmittelbaren Nähe liegen zahlreiche Blutkapillaren, in deren Gefolge sich Lymphzellen Lyz finden.

Aug. Weisbrod, Frankfurt a. M.





Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

und

Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin

v. la Valette St. George in Bonn

W. Waldeyer in Berlin



Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie

Siebenundsechszigster Band

Zweites Heft

Mit 9 Tafeln und 26 Textfiguren



Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1905



Ausgegeben am 26. Oktober 1905.

Inhalt.

Aus dem anatomischen Institute zu Bonn.

Beiträge zur Entwicklung der Urniere und ihrer Gefässe beim Hühnchen.

Von

Dr. E. Grafe.

Hierzu Tafel XI—XV und 17 Textfiguren.

Die zahlreichen Untersuchungen der letzten Jahrzehnte über die Entwicklung der Nierenorgane bei den Wirbeltieren haben in vielen, wohl den meisten Hauptpunkten zu einem ziemlich übereinstimmenden Ergebnis geführt. Dies gilt vor allem auch für die Bildungsgeschichte von Vorniere und Urniere beim Hühnchen. Felix (8) hat in seinem im vorigen Jahre erschienenen Artikel in Hertwigs Handbuch das Facit der vielen Einzeluntersuchungen gezogen, und das, was dort über Entwicklung des Wolffschen Ganges und der primären Urnierenkanälchen gesagt wird, kann wohl heute als fast allgemein anerkannte Tatsache betrachtet werden. Über manche wesentliche Punkte dagegen, so z. B. auch über die Entwicklung der nachgebildeten Urnierenkanälchen ist unsere Kenntnis stellenweise noch sehr lückenhaft und unsicher. Dies gilt vor allem auch von der Entwicklung des Gefäßsystems der Urniere.

Die beiden grossen Hauptgefäßstämme der Urniere, Aorta und Vena cardinalis, sind schon lange bekannt, aber die Entstehung und Bedeutung ihrer Äste in der Urniere sowie auch die Entwicklung des für die Funktion dieser Organe höchst wichtigen Glomerulus bedarf noch sehr der Aufklärung. Von den meisten Autoren sind diese Fragen bisher nur nebenbei behandelt worden, und daraus erklärt sich wohl, dass noch so vieles auf diesem Gebiete strittig und unvollständig geblieben ist.

Nur über den allerersten Anfang der Glomerulusbildung herrscht, für die Urniere wenigstens, noch einigermaßen Übereinstimmung. Nach der meist vertretenen Ansicht beginnt der Prozess mit einer schwachen Einbuchtung der dorsalen Wand in der medialsten Partie eines Harnkanälchens. Die Herkunft der ersten Gefässanlagen ist jedoch schon eine sehr strittige Frage. Der

Entdecker des Glomerulus, Johannes Müller (1830[1]) äussert sich gar nicht darüber, er hatte nur die mehr oder weniger voll entwickelte Urniere untersucht (37).

Die ersten Angaben machte 1855 Remak in seinen „Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere" (46). Er unterscheidet in der sich entwickelnden Urniere zwei Reihen von selbständig entwickelten, runden, blinden Körperchen, eine laterale, die nachher mit dem Wolffschen Gange in Beziehung tritt, und eine mediale, die sich in Malpighische Drüschen umwandeln soll. Und zwar sollen die ursprünglichen Zellgruppen durch in loco entstandene Gefässe verdrängt werden. Der weiter sich entfaltende Gefässknäuel trifft dann lateral auf ein Querkanälchen, dringt in dessen Höhle ein und drückt dabei ihre medialen Zellen platt.

Bornhaupt machte schon (7, S. 8) darauf aufmerksam, dass Remak von seiner eigenen Erklärung selbst nicht ganz befriedigt ist. In der Erklärung zu einer Figur (Taf. III, Fig. 2, l. c.) gibt Remak die Möglichkeit zu, dass auch aus der lateralen Gruppe von Körperchen Malpighische Gefässknäuel werden könnten, und dass die Querkanälchen vielleicht durch Sprossung des Wolffschen Ganges entständen.

Bornhaupt (7) betont gegen Remak scharf die Einheitlichkeit der ganzen Anlage. Die Malpighischen Körperchen lässt er aus einer runden konturierten Zellgruppe medial vom Wolffschen Gange hervorgehen. Die ursprünglich solide Anlage wird dann hohl. Während sich dann nach und nach die Zellen der ventralen Wand abplatten, wuchert das dorsale Epithel sehr stark und beginnt sich bald zu falten.

Weiterhin schnürt sich diese Einstülpung an der Basis soweit ab, dass nur eine schmale Verbindungsbrücke übrig bleibt, und wird so zur epithelialen Umhüllung des Glomerulus. Über die Entwicklung der Gefässe konnte Bornhaupt, wie er selber zugibt, keinen völlig befriedigenden Aufschluss bekommen. Von einer Einstülpung der Kanälchenwandung von aussen her, wie Remak es beschreibt, will er nichts wissen. Nach seiner Ansicht

[1]) Die erste Deutung dieser Gebilde, die v. Baer als Bluttröpfchen bezeichnete, gab schon im Jahre vorher Rathke in einem Briefe an J. Müller. Vgl. (37) p. 27.

ist die Muttersubstanz für den Gefässknäuel die ursprünglich stark verdickte dorsale Wand der Kanalanlage.

Die weitere Entwicklung stellt er sich dann folgendermaßen vor: „An Stelle des soliden Drüsenkörpers finde ich ein Bläschen mit äusserst zarter Wandung, das bald leer, bald mit Blutkörperchen erfüllt erscheint. Indem ich für den Fall, wo ich das Bläschen leer fand, die Annahme gelten lasse, dass hier die Blutkörperchen ausgefallen sind, sehe ich in beiden Bildern den Ausdruck für ein und dieselbe Veränderung. Diese denke ich mir aber dadurch zu stande gebracht, dass die peripheren Zellen des soliden Drüschens zu einer zarten Hülle verschmelzen, während die zentralen teils aufgelöst, teils in Blutkörperchen umgewandelt werden. Während sich diese Veränderung an den Malpighischen Drüschen vollzieht, stellt sich jetzt auch eine Verbindung mit der Aorta durch mit Blutkörperchen erfüllte Gewebslücken her, welche seitlich von der Aorta ausgehen und geradenwegs von feinen Zügen des umliegenden Gewebsstromas begleitet in den Glomerulus eindringen. Nicht unwahrscheinlich ist es mir, dass endlich von der Wand der sekundären Blase Scheidewände in die Höhle derselben hineinwuchern, und indem sie untereinander und mit den das zuführende Gefäss begleitenden Gewebszügen verwachsen, Kanäle abgrenzen, in welchen die Blutkörperchen liegen.“ [1])

Zu einer wesentlich anderen Auffassung von der Entstehung der Malpighischen Körperchen kam Toldt [2]) auf Grund seiner „Untersuchungen über die Entwicklung der Nieren“ (56):

„Es gelang mir nicht nur, das direkte Hervorgehen der Bowmanschen Kapsel aus dem Ende eines Harnkanälchens sicherzustellen, sondern auch die mit dem Wachstum derselben gleichzeitig fortschreitende Bildung des Glomerulus aus dem umliegenden Blutgefässnetz hervorgehen zu sehen. Es kann also nicht die Rede sein von einer Einstülpung des Harnkanälchens durch den Glomerulus, da ja die Anlage der Bowmanschen Kapsel der des Glomerulus vorausgeht, und er sich erst während ihres Wachs-

[1]) Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Dissertation. Dorpat 1867, p. 26.

[2]) Für die Vorniere der Teleostier hat schon vor Toldt Rosenberg (49) 1867 angegeben, dass die Urogenitalfalte durch eine Gefäßschlinge aus der Aorta zum Glomerulus eingestülpt wird.

tums in ihr und mit ihr entwickelt." So finden wir also gleich bei den ersten Untersuchungen drei sehr verschiedene Ansichten über diesen Entwicklungsprozess. Nach Remak ist der ganze Gefässknäuel eine selbständige, unabhängige Anlage, die erst später mit dem Harnkanälchen in Verbindung tritt; nach Bornhaupt entsteht er durch Umwandlung von Harnepithelien und setzt sich nachträglich mit der Aorta in Verbindung; Toldt schliesslich behauptet, dass er von vornherein mit dem umliegenden Gefässnetz in Zusammenhang steht, d. h. von ihm ausgebildet wird.

Alle folgenden Autoren haben sich der Hauptsache nach einer der drei skizzierten Meinungen angeschlossen, gleichgültig, ob sie Vor-, Ur- oder Nachniere untersuchten, und bei welcher Wirbeltierklasse sie die Frage studierten.

In der folgenden kurzen Literaturübersicht über die wichtigsten Arbeiten aus diesem Gebiete sind nur die Untersuchungen verzeichnet, die sich auf die drei höchsten, mehr zusammengehörigen Wirbeltierklassen beziehen.

Die älteste Ansicht, die von Remak, wurde bald völlig aufgegeben; nur Mihalkovics (34) könnte man noch hierherrechnen. Doch stellt man ihn auch besser zur zweiten Gruppe, da er das Mesoblast sowohl für die Muttersubstanz der Blutgefässe des Glomerulus wie der Nierenepithelien hält.

Für die Bornhauptsche Auffassung traten ein: Braun (1877, bei Reptilien), Balfour und Sedgwick (1879—81, bei Vögeln), Renson (1883, bei Vögeln und Säugetieren), Mihalkovics (1885, bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren), Gregory (1899, bei Reptilien).

Im wesentlichen auf Toldts Standpunkt stehen: His (1880—85, bei Menschen), Janosik (1885, bei Menschen), Golgi (1889, bei Menschen), Hoffmann (1889, 1890, bei Reptilien), Wiedersheim (1890, bei Reptilien), Gerhardt (1901, bei Vögeln und Säugetieren), Schreiner (1902, bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren), Regaud und Policard (1903, bei Reptilien).[1]

[1]) Diese Aufzählung macht nicht den Anspruch auf Vollständigkeit, sondern soll nur die wesentlichsten Untersuchungen herausheben. Bezüglich der Säugetiere vgl. weitere Literaturangaben bei Gerhardt (10).

Da viele der erwähnten Autoren nur flüchtig die Frage nach der Glomerulusentwicklung streifen, sollen nur kurz solche Angaben berücksichtigt werden, die etwas eingehender dieses Problem behandeln.

Bei Reptilienembryonen fand Braun (5, S. 136 u. 137) im Innern des Hohlraumes, der das mediale Ende eines Segmentalbläschens der Urniere eingestülpt hatte, Blutkörperchen und Zellen von zweifelhaftem Charakter. Vergeblich bemühte er sich, einen Zusammenhang dieser Höhlung mit der benachbarten Aorta ausfindig zu machen. Er pflichtet daher Bornhaupt bei und hält für wahrscheinlich, „dass die Blutkörperchen im Innern der Einstülpung entstehen, sich vielleicht von der Wandung derselben abschnüren oder sich aus den noch indifferenten Zellen des Mesoderms entwickeln“ (Vgl. seine Abbildungen Taf. V, Fig. 5—9).

Mit dem Studium der ersten Anlage des Vornierenglomerulus haben sich Balfour und Sedgwick (2, 3, 51, 52, 53) sehr eingehend befasst. Sie kamen zu dem Resultate, dass dort Blutkörperchen und Gefäßschlingen des Glomerulus in situ entstanden sind.

Wie die beiden englischen Autoren sich die Bildung der Glomeruli in der Urniere vorstellen, kann ich aus ihren Abhandlungen nicht deutlich ersehen. Nach den gegebenen Zeichnungen (vgl. 53, Taf. XXVI, Fig. 24 und Textfigur auf S. 464) und nach der weitgehenden Übereinstimmung, die sie zwischen den Malpighischen Körperchen der Vor- und Urniere annehmen, vermute ich, dass sie sich den Vorgang hier in ähnlicher Weise vorstellen wie in der Vorniere.

Renson (47, 48) lässt den Glomerulus von Vor- und Urniere sowohl bei Vögeln wie bei Säugetieren durch Wucherung der Kanälchenwand hervorgehen.

Im Jahre 1885 trat dann von neuem v. Mihalkovics (34) energisch für die selbständige Entstehung des Glomerulus ein. Die beiden Figuren, 20 und 21, sollen das für die Vorniere illustrieren. Auch für die Urniere bildet er mehrere Schnitte aus den verschiedensten Teilen des Organs von Vögeln und Säugetieren ab und betont ausdrücklich, dass bei den frühesten Stadien in dem dicht angehäuften Bindegewebe, welches das mediale Ende eines Harnkanälchens umwuchert, von Gefässen oder Gefässästen der Aorta noch nichts zu sehen sei. Im folgenden

heisst es dann wörtlich: „Doch kann man im Bindegewebe schon sehr früh einzelne dunkler gefärbte Zellengruppen erkennen, die alle Anzeichen in Bildung begriffener Blutzellen an sich tragen, weswegen es wahrscheinlich ist, dass einzelne Gruppen der Bindegewebszellen im Pseudoglomerulus zu farblosen, dann farbigen Blutzellen, die umliegenden Bindegewebszellen aber zu Gefässwänden werden" (vgl. S. 77).

Er hält einen derartigen Vorgang nicht für auffällig und verweist dabei auf die Arbeiten von Romiti und Schäfer, die nachwiesen, dass embryonale Bindegewebszellen sich in farblose und weiterhin in farbige Blutkörperchen umwandeln können.

Mihalkovics legt einen besonderen Wert auf diese selbstständige Entstehung von Blut und Gefässen in den Urnierenglomeruli, weil er auf dieser Annahme seine Theorie von der Urniere als einem Blut bildenden Organe aufbaut. Diese Funktion soll so lange dauern, bis die Leber eine so starke Entfaltung erreicht hat, dass sie dann die Hämatose allein übernimmt.

Für eine selbständige Anlage der Urnierenglomeruli bei den drei höheren Wirbeltierklassen ist in den letzten Jahren meines Wissens nur Gregory (14) eingetreten. Er leitet die Gefässschlingen bei den Reptilien von Proliferationen der Zellen der Urnierenkanälchen her. Durch Umwandlung sollen Gefäßschlingen entstehen, die einen Fortsatz gegen die Aorta aussenden, die ihrerseits einen Ast ihr entgegenschickt. Beide Gefässe vereinigen sich, und das Vas afferens ist gebildet. Beweisende Zeichnungen zur Demonstration dieses Vorganges fehlen.

Wenn wir nun zu der zweiten Gruppe von Autoren übergehen, die im wesentlichen Toldts Standpunkt einnehmen, so ist hier zuerst His (16) zu erwähnen, der seine Studien an menschlichen Föten gemacht hat. Er beschreibt in seiner bekannten „Anatomie menschlicher Embryonen" die Urniere eines Embryo X von 4 mm Körperlänge. Im oberen Teil dieses Organs befinden sich S-förmig gebogene Kanäle, deren Kapselende aber noch nicht von einem Gefässknäuel eingestülpt sind. „Letztere sind überhaupt erst insoweit angelegt, als an der medialen Hälfte der Urnierenleiste dichtere Zellanhäufungen liegen, in welche man kleine Zweige der Aorta eintreten sieht."

Janosik (28) schliesst sich ausdrücklich Toldt an und betont, dass an der Stelle der Urniere beim Hühnchen, an der

später der Glomerulus entsteht, immer vorher ein Blutgefäss liegt, das auf der einen Seite mit der Aorta, auf der anderen mit der V. cardinalis zusammenhängt. Denselben Entstehungsmodus lässt er auch für die Vorniere beim Hühnchen gelten. Die Belege durch Zeichnungen sind spärlich und nicht immer eindeutig.

In ganz ähnlicher Weise wie Janosik bei den Vögeln beschreibt Hoffmann (24, 25) den Vorgang für die Urniere der Reptilien.

Während Wiedersheim (60) für die Glomeruli der Vorniere bei Reptilien eine Entstehung in loco anzunehmen scheint, erklärt er, dass beim Gefässknäuel der Urniere ein grosses Gefäss aus der Aorta das Primäre sei. Er verweist dabei auf eine Figur aus dem hintersten Teil eines 10 mm langen Krokodilenembryos, die auch eine andere Erklärung zulässt. Nach Analogie noch später zu beschreibender Verhältnisse beim Hühnchen halte ich es für sehr gut möglich, das es sich hier um einen primitiven dorsolateralen Ast der Aorta (vgl. S. 163 und Textfig. 6) handelt.

Golgi (12) hat sich ziemlich eingehend mit der Glomerulusbildung und zwar in der menschlichen Niere befasst. Zunächst betont er, dass die Entwicklung des Gefässknäuels und die Differenzierung seiner epithelialen Bedeckung durchaus parallel verlaufende Vorgänge seien. Der Glomerulus stellt in seiner ersten Anlage nur eine einfache Gefäßschlinge dar, die sich einer Einbuchtung des blinden Endes eines Harnkanälchens anschmiegt. Sie steht auf der einen Seite in Verbindung mit einem peripheren Ästchen einer Endarterie und auf der anderen mit dem Gefässnetz der Rinde. Sehr bald treibt dann diese primäre Schlinge Sprossen, die sich entgegenwachsen und neue Schlingen bilden, sodass schliesslich ein sehr kompliziertes Kapillarnetz entsteht. Er schliesst diese Schilderung mit den Worten: „Concepito in questa maniera, il glomerolo vascolare potrebbe quasi considerarsi come un episodio nell' andamento di un ramuscolo terminale arterioso" (vgl. S. 342).

Regaud und Policard (45) untersuchten die Nieren von Schlangen und stellten fest, dass bei diesen Tieren der Glomerulus durch knäuelartige Aufwindung eines einzigen Kapillargefässes sich entwickelt, und nicht, wie Golgi es bei dem Menschen fand, durch Schleifen mehrerer Gefässe. Im Innern jedes einen

Glomerulus bildenden Gefässes soll ein Bindegewebszentrum liegen, um welches es sich aufknäuelt.

Mit diesen eben mitgeteilten Angaben ist aber auch unsere bisherige Kenntnis [1]) von dem Entwicklungsprozess des Glomerulus, speziell in der Urniere der höheren Wirbeltiere erschöpft.

Ähnlich spärlich wie über das zuführende sind auch die Mitteilungen über das abführende Gefäßsystem der Urniere.

Auch hier ist wieder in erster Linie Bornhaupt (7) zu nennen. In seiner oben erwähnten ausgezeichneten Dissertation heisst es auf Seite 27 und 28: „Mit dem Gefässknäuel, in dem die Wandkonturen der Kapillarschlingen nun mehr sehr deutlich hervortreten, hängt alsdann auch ein zweites Gefäss zusammen, welches unmittelbar oder durch Vermittlung andrer Gefässzweige, die jetzt in grosser Zahl den Wolffschen Körper durchziehen, mit der Kardinalvene oder dem im unteren medialen Teile des Wolffschen Körpers befindlichen Venenstamme kommuniziert, also das abführende Gefäss des Glomerulus vorstellt."

Alle folgenden Untersucher, die sich mit der Entwicklung der Urniere beschäftigen, geben nur, falls sie überhaupt von den Venen sprechen, an, dass die V. efferentia der Urniere in die V. cardinalis einmünden. Braun (5) bemühte sich vergeblich den Verlauf der abführenden Gefässe festzustellen. Bornhaupts Angabe geriet völlig in Vergessenheit.

Erst im Laufe der letzten zwei Jahrzente ist durch die grundlegenden Arbeiten von Hochstetter das Interesse an der Entwicklung des Venensystems der Wirbeltiere wieder geweckt worden. Er zeigte, dass das Grundgesetz von der Ontogenie als einer abgekürzten Phylogenie für das Gefäßsystem ebenso vollgültig sei, wie für alle anderen Organe. Um daher die Entwicklung des Venensystems der Urniere beim Hühnchen völlig zu verstehen, muss zuvor eine kurze Schilderung der Entwicklungsgeschichte der Venen in der hinteren Körperhälfte der niederen Wirbeltiere gegeben werden. Welch grossen Einfluss auf diese Umwandlungsprozesse gerade die Nierenentwicklung besitzt, ist in letzter Zeit vor allem durch Minot (36) und seinen Schüler Lewis (34) hervorgehoben worden.

[1]) Die wichtigen Untersuchungen Nussbaums über diese Frage (43) will ich erst später gelegentlich der Mitteilung meiner eignen Befunde behandeln.

Der ursprüngliche Zustand des Venensystems der Urniere bei den Wirbeltieren, auf dem die Cyclostomen lebenslänglich stehen bleiben, ist offenbar der, dass eine unpaarige Kaudalvene sich jederseits in eine V. cardinalis posterior fortsetzt, die als abführende Vene das Blut der Nieren aufnimmt. Ein derartiges Verhalten zeigen in frühen Stadien auch die Embryonen der Selachier (vergl. die Rekonstruktion eines Torpedo-Embryos von 19,2 mm Länge bei Lewis (31).

Die hinteren Kardinalvenen, die nach den Untersuchungen von Rabl (44) und Hoffmann (26) als longitudinale Anastomosen zwischen den Intersegmentalarterien entstehen, verlaufen lateral von den Nierenanlagen. Je mehr diese sich entwickeln und gegen die Kardinalvenen vorrücken, desto mehr werden die letzteren, bezw. die Mündungsstücke der Intervertebralvenen, in horizontaler Richtung in die Länge gezogen und zerreissen gleichsam in zwei Stücke, die allerdings vielfach durch mehr oder weniger weite, zwischen den Harnkanälchen verlaufende Queräste in Zusammenhang bleiben. Durch diesen Vorgang entstehen als sogenannte sinusoids (Minot 36) die medial und mehr ventral gelegene Subkardinalvene, die Interrenalvene von Rabl[1]), und die lateral und mehr dorsal gelegene mesonephric azygos Vene, die Nierenpfortader und Kardinalvene im eigentlichen Sinne. Diese neue Nomenklatur hat die Minotsche Schule (31) geprägt. Sie trägt insofern sehr zum Verständnis der Umwandlungsprozesse bei, als der Name Kardinalvene nur für das ursprüngliche, einheitliche Gefäss reserviert wird, und so eine Verwechslung des ganzen mit seinem Teil ausgeschlossen ist. Es sind diese Namen für die entsprechenden Gefässe sämtlicher Wirbeltierklassen beibehalten worden.

Der Entwicklungsprozess beim Torpedo verläuft nun in der Art weiter, dass die beiden mesonephric azygos Venen eine Strecke weit zum sogenannten Genitalsinus verschmelzen.

So ist schon bei den Selachieren die erste Andeutung einer Hohlvenenbildung gegeben. Indem dann die mesonephric azygos ihre Verbindung mit dem ungeteilten Stamm der Kardinalvene aufgibt, muss das in sie einmündende Blut der Rumpfwand und

---

[1]) Rabl fasst dies Gefäss als kraniale Verlängerung der Kaudalvene auf (44).

Intervertebralvenen die Nieren durchfliessen, um durch die Subkardinalvenen und den ungeteilten Abschnitt der Kardinalvenen zum Herzen zu gelangen, die mesonephric azygos ist also zur Jacobsonschen[1]) Nierenpfortader geworden.

Auch bei den Amphibien ist offenbar der ursprüngliche Zustand das Vorhandensein von zwei in das Herz einmündenden hinteren Kardinalvenen, die kaudal als unpaare V. kaudalis verlaufen und im Schwanze wurzeln. Die Veränderungen, die sich im Bereich der Nierenanlage geltend machen, sind für Salamandra zuerst von Hochstetter (17) klargestellt und anschaulich beschrieben. Ich gebe seine Darstellung wörtlich wieder, da sie für die später zu beschreibenden Befunde beim Hühnchen von Wichtigkeit ist[2]): „Die Kardinalvenen umscheiden hier gewissermaßen die (d. h. die Wolffschen) Gänge in ihrer ganzen Länge. Die Kardinalvenen teilen sich dort (d. h. im Bereiche des hinteren Abschnittes des Wolffschen Ganges) der Länge nach in zwei durch eine ganz dünne dorsal vom Segmentalgange abgehende Scheidewand in zwei Abteilungen, welche allmählich auseinanderrücken, so dass der Segmentalgang zu beiden Seiten von zwei Venen begleitet wird, welche anfangs dorsal von der Einmündungsstelle des Segmentalganges in die Kloake aus einem gemeinschaftlichen Stamme hervorgehen und untereinander vielfach durch dorsal vom Segmentalgange gelegene, gewissermaßen Reste der früheren Umscheidung darstellende Kommunikationsöffnungen mit einander zusammenhängen.“ Durch die Volumzunahme der Nieren werden die beiden Gefässe immer mehr von einander entfernt, gleichzeitig verengern sich ihre Querverbindungen und veröden schliesslich ganz. „Die lateral vom Segmentalgange gelegene Vene stellt nun die Jacobsonsche zuführende Nierenvene dar, die medial gelegenen Venen werden endlich durch die wachsende Urnierenanlage immer mehr einander genähert und verschmelzen schliesslich zum Urnierenabschnitte der Hohlvene.“

Nach der Nomenklatur der Amerikaner würde also die Jacobsonsche Vene als mesonephric azygos, die eigentlichen Kardinal-

[1]) Jacobson entdeckte dieses, auch oft nach ihm benannte Gefäss 1813 (27) zuerst bei Reptilien. Näheres über die Geschichte dieser Entdeckung in meiner Dissertation (13).

[2]) Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII, S. 162, 163.

venen, durch deren Verschmelzung die V. cava entsteht, als Subkardinalvenen zu bezeichnen sein.

Die Verhältnisse bei den Amphibien, speziell Triton, haben auch aus dem Grunde noch ein ganz besonders hohes Interesse für die Frage nach der Zirkulation der Urniere, weil es hier Nussbaum (40) zum ersten Male gelang, in vivo den Blutkreislauf in den Nieren zu beobachten. Durch ihn wurde also erst der strikte Beweis erbracht, dass die Jacobsonsche Vene wirklich ein zuführendes Gefäss ist.

Die allerersten Stadien in der venösen Gefässentwicklung bei den Reptilien sind meines Wissens noch nicht eingehend beschrieben worden. Die Untersuchungen von Rathke, Hoffmann, Hochstetter und den folgenden Autoren beginnen erst bei Embryonen, wo im Bereich der Urniere schon zwei Gefässe angelegt sind, ein dorsales, gewöhnlich schlechthin als Kardinalvene bezeichnet, nach der Nomenklatur der Amerikaner die mesonephric azygos, und ein ventrales, Hochstetters (19) zuführende Urnierenvene oder Minots Subkardinalis.

Das letztere Gefäss steht nur mit der V. caudalis in breiter Kommunikation, das erstere nur mit dem ungeteilten kranialen Stück der hinteren Kardinalvene. Da infolgedessen der Blutstrom nach der Mesonephric hingerichtet ist, haben wir in der Subkardinalvene eine Urnierenpfortader vor uns.

Dieser Zustand ist aber nur vorübergehend. Bald gibt nämlich die Kaudalvene den Zusammenhang mit der Subkardinalis auf und erscheint dann als Fortsetzung der Mesonephric azygos, indem feine schon früher angelegte Verbindungen mit ihr sich erweitern, während die früheren mit der Subkardinalvene mehr und mehr veröden.

Die Vena cava inferior entsteht dann durch Einmündung eines Sprosses der V. hepatica revehens communis (Hochstetter 19) in die rechte Subkardinalvene und Verschmelzung dieser mit dem gleichen Gefässe der linken Seite. Von dem Zeitpunkte an, wo die Hohlvene mit dem Herzen in Verbindung tritt, und der kraniale Abschnitt der Kardinalvene, die frühere Abflussstrasse des venösen Blutes, schmäler wird und verödet, vertauschen Mesonephric- und Subkardinalvene ihre Rollen. Erstere wird jetzt wie bei Amphibien und Fischen Urnierenpfortader und ergiesst ihr Blut aus den Rumpfwandungen und

den hinteren Extremitäten durch die Urniere hindurch in die Hohlvene.

Die Literatur über die Entstehung des Venensystems der hinteren Körperhälfte bei den Vögeln ist recht spärlich, besonders bezüglich der allerersten Anlage. Durch Hochstetters Arbeiten (18, 20, 22) ist wohl der wesentlichste Punkt, nämlich die Entstehung der Hohlvene, der Hauptsache nach festgestellt. Er fand, dass ein Spross des Ductus venosus ein an der Ventralseite der rechten Urniere verlaufendes Gefäss erreicht, das er V. revehens nennt. Dies steht in Verbindung mit dem entsprechenden Gefässe der anderen Seite. Indem in ganz ähnlicher Weise wie bei den Reptilien die Vena cava sich mit dem Herzen in Verbindung setzt, und der kraniale Teil der Kardinalvenen oberhalb der Vorniere nach und nach obliteriert, entsteht auch bei den Vögeln ein Urnierenpfortadersystem mit den hinteren Kardinalvenen (den Mesonephric azygos im Sinne Lewis) als zuführenden Venen und der Hohlvene als abführendem Gefäss. Dieser Zustand dauert jedoch nur einige Stunden, da bald eine breite direkte Kommunikation zwischen den beiden Kardinalvenen und der V. cava eintritt, und allmählich alles Blut der Extremitäten und Rumpfwände diesen breiten und gangbarsten Weg zur Hohlvene benutzt.

Miller[1]) vermochte Hochstetters Relultate nicht nur für gallus, sondern auch für passer domesticus in allen wesentlichen Punkten zu bestätigen. Ausserdem untersuchte er eingehend die Entstehung der sogenannten V. revehentes der Urnieren, und kam zu dem Ergebnis, dass diese Gefässe unabhängig von den Kardinalvenen um die 60.—70. Bebrütungsstunde entstehen und erst sekundär mit den Kardinalvenen in Verbindung treten. Die Vögel würden also danach gänzlich abweichen von der bei anderen Wirbeltierklassen gefundenen Entstehungsart der Subkardinalvenen.

Bei meinen eigenen Untersuchungen, zu deren Mitteilung ich nunmehr übergehe, habe ich es mir zunächst zur Aufgabe gemacht, die Entwicklung des Gefäßsystems der Urniere beim Hühnchen, die, wie die vorhergehenden Zusammenstellungen

[1]) Diese Arbeit (35) war mir bei Abfassung meiner Dissertation noch nicht bekannt; den Hinweis darauf verdanke ich Herrn F. T. Lewis.

beweisen, in vielen Punkten noch sehr umstritten, in anderen überhaupt noch unbekannt ist, zu verfolgen. Selbstverständlich ist dies nicht möglich, ohne auf die Anlage der Urniere selbst mehr oder weniger ausführlich einzugehen.

Herr Professor M. Nussbaum hatte die grosse Liebenswürdigkeit, mir für diese Arbeit sein sehr umfangreiches Material von Serienschnitten verschieden alter Hühnerembryonen zur Verfügung zu stellen.

Die Gewinnung und Konservierung des Materials war folgende: Frisch gelegte Hühnereier wurden in einen feucht gehaltenen, gut ventilierten Brütofen von Sartorius bei konstanter Temperatur von 38,5°, 39° oder 40° C. auf die entsprechende Entwicklungsstufe gebracht. Die lebenden Embryonen wurden dann in einer konzentrierten wässerigen Lösung von Sublimat, der 0,6%ige NaCl-Lösung und 6%ige Essigsäure zugesetzt war, getötet. In dieser Flüssigkeit blieben die Tiere so lange, bis die Keimscheibe deutlich weiss war. Darauf wurden sie in Serienschnitte von 0,01 mm Dicke zerlegt und mit Hämatoxylin gefärbt, andere Embryonen wurden mit Flemmingscher Lösung konserviert und mit Safranin gefärbt.

Über die ersten Anfänge der Urnierenentwicklung vermag ich nichts wesentlich neues zu sagen, ich kann im allgemeinen nur bestätigen, was andere Autoren schon vor mir gefunden haben, und was von der Mehrzahl der Forscher als sicheres Ergebnis jahrzehntelanger Studien über diese Fragen betrachtet wird. Ich kann mich daher über diesen Punkt kurz fassen. Der Wolffsche Gang entsteht durch eine Längsverbindung mehrerer dorsal gerichteter Auswüchse der Mittelplatten und wächst dann als selbständiger Strang in dem dorsalwärts offenen Winkel zwischen Mittelplatten und Ursegmenten nach hinten. Einen Zusammenhang zwischen Wolffschem Gange und Ektoderm habe ich in meinen Präparaten nicht finden können.

Die Urnierenkanälchen sind ein erivat der Ursegmentstiele oder der intermediären Zellmasse, wie das Gewebe zwischen Cölomepithel und Ursegmenten bezeichnet wird. Es war ursprünglich selbst Cölomauskleidung, als noch das Cölom bis in das Innere der Ursegmentanlagen hineinreichte; dort, wo die Verbindung zwischen Cölom und Ursegment nicht mehr so deutlich hervortritt, ist der gebräuchlichste Name für das Muttergewebe

Urnierenblastem oder nephrogener Gewebsstrang. In den kranialeren Segmenten ist der ursprüngliche Charakter der Kanälchenanlage noch am deutlichsten erhalten. Die Mittelplatten sind hier zu Kanälchenanlagen geworden, ohne dass ihr Gewebe einen besonderen Umwandlungsprozess durchgemacht hat. Kanälchenwand und Wand des Wolffschen Ganges gehen ohne scharfe Grenze ineinander über, und die Lichtung des Cöloms lässt sich als feiner Spalt mehr oder weniger weit in das Kanälchen hinein verfolgen. Je weiter nach hinten man z. B. einen Embryo von 2 Tage 15 Stunden untersucht, desto mehr verwischt sich dieser einfache Kanälchentypus der vorderen Segmente. Die Mittelplatten haben keine Lichtung mehr, ihr Zellmaterial ist zum Teil scharf gegen das Cölomepithel abgesetzt, und in noch etwas älteren Stadien stellt dann das Urnierenblastem in seiner ausgeprägten Form einen grösseren Zellhaufen etwa in der Mitte zwischen Urwirbelanlage und Cölom dar. Er unterscheidet sich von dem umliegenden indifferenten Gewebe durch das dichte Zusammenliegen der Zellen, durch die intensivere Aufnahme von Farbstoffen und das massenhafte Vorkommen von Mitosen. Aus diesem Keimlager heraus differenzieren sich die Urnierenkanälchen der mittleren und hinteren Partie der Urniere.

Es ist nicht möglich, mit Sicherheit anzugeben, wo der erste Entstehungstypus aufhört, und die zweite Art der Anlage beginnt, da stets eine Übergangszone vorhanden ist.

Felix teilt in seiner oben erwähnten Arbeit (8) die erste Gruppe von Kanälchen noch mal in zwei neue ein, und unterscheidet so drei genetisch verschiedene Abschnitte der Urniere. Der erste reicht vom 12. bis 15. Segmente und ist dadurch charakterisiert, dass hier die Ursegmentstile in toto direkt in Urnierenkanälchen übergeführt werden. Der zweite umfasst das 16. bis 19. Segment. Hier bleibt zwar auch meist noch der Zusammenhang mit den Seitenplatten bestehen, aber die Röhrenform geht verloren, nur ein Teil der dazu gehörigen Zellen ballt sich zu soliden Haufen zusammen, aus denen dann Kanälchen entstehen. Im dritten Abschnitte endlich, der mit dem 30. Segmente etwa abschliesst, differenzieren sich die Kanälchen aus dem nephrogenen Gewebe heraus.

Die Ausbildung des Harnkanälchens im vorderen Abschnitte der Urniere geht dann in der Weise vor sich, dass die Anlage

vom Cölom sich abschnürt. Das eine blinde Ende tritt mit dem Wolffschen Gange in Verbindung, das andere wird zum epithelialen Teil eines Malpighischen Körperchens. In ganz ähnlicher Weise wird auch die aus dem Urnierenblastem sich herausdifferenzierte Anlage zum Kanälchen. In beiden Fällen verhält sich der Wolffsche Gang bei diesem Prozesse nicht passiv, sondern er sendet, worauf M. Nussbaum[1]) zuerst aufmerksam gemacht hat, dem lateralen blinden Ende der oft noch soliden Anlagen einen soliden (Fig. 1, Taf. XI) oder bereits ausgehöhlten Spross (Fig. 2, Taf. XI) entgegen. Der Durchbruch des Kanälchens erfolgt also nicht in den Wolffschen Gang direkt, sondern in dies Ansatzstück hinein.

Die Entstehung der Kardinal- und Subkardinalvenen. Die Subintestinalvene.

Um die Entwicklung des Gefäßsystems der Urniere, die in ihren Anfangsstufen durchaus mit der des gesamten embryonalen Gefässapparates zusammenfällt, zu verfolgen, muss bis auf Stadien zurückgegriffen werden, bei denen Mittelplatten mit Cölomepithel und Ursegmenten noch in Verbindung stehen. Embryonen von der zweiten Hälfte des zweiten und vom Anfange des dritten Tages sind hierfür besonders geeignete Untersuchungsobjekte.

Nachdem die Verbindungen mit den Dottergefässen als erste Äste der Aorta schon ziemlich gut entwickelt sind, nimmt in der zweiten Hälfte des zweiten Bebrütungstages eine neue Gefässanlage von der Aorta her ihren Ursprung. Es entsteht die Vena cardinalis posterior.

Der Vorgang erinnert an die analogen Verhältnisse bei Selachieren, wie sie vor allem Hoffmann (26) beschrieben hat. Es scheint daher, als ob die beiden Hauptvenen der hinteren Körperhälfte bei den Wirbeltieren überhaupt nach demselben Grundprinzip angelegt werden.

Die beiden primitiven Aorten treiben in den am weitesten entwickelten Segmenten von Embryonen aus der zweiten Hälfte

[1]) M. Nussbaum stellte dies zuerst für die Forelle fest. Er veröffentlichte diese Tatsache nicht nur in den Sitzungsberichten der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde vom Jahre 1878 (39), sondern auch in dem allgemein zugänglichen Archiv f. mikroskop. Anatomie (41). 1903 fand er dasselbe bei Vögeln (43).



des zweiten Bebrütungstages und, noch deutlicher sichtbar, in den ersten Stunden des dritten sinusartige Bildungen dorsal- oder dorsolateralwärts und zwar, wie es scheint, streng segmental an den Einschnürungsstellen zwischen den Urwirbelanlagen.

Diese Sinus können einen sehr grossen Umfang erreichen fast den ganzen Raum zwischen Medullarrohr und Cölom

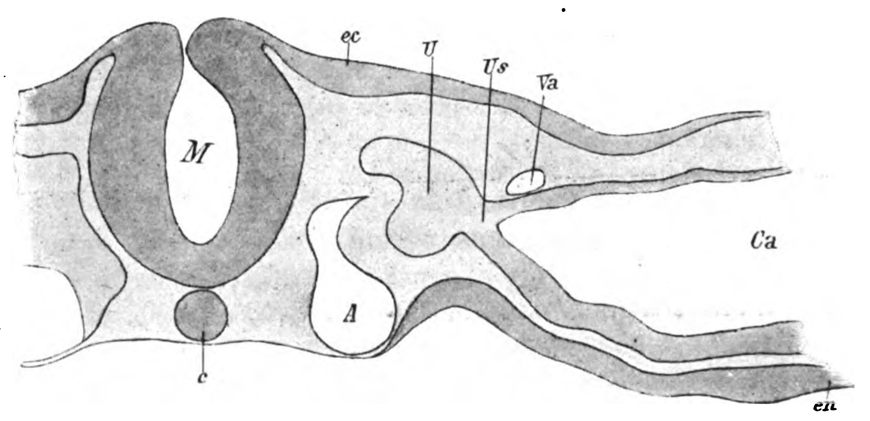


Fig. 1.

Abbildung eines Schnittes von einem 38 Stunden alten Hühnerembryo. Leitz: Oc. 0, Obj. 5, Tub.-L. 160 mm. Erste Anlage der Kardinalvene.

A = Aorta, c = Chorda, Ca = Cölomanlage, ec = Ektoderm, en = Endoderm, M = Medullarrohr, U = Ursegmentrest, Us = Ursegmentstiel, Va = Anlage eines wahrscheinlich venösen Gefässes, das später bei der Bildung der Kardinalvene vermutlich beteiligt ist.

einnehmen. Die Abbildung zweier Schnitte (Textfig. 1 und 2) mag den Vorgang illustrieren. In der ersten Zeichnung aus der 38. Stunde ist gerade der erste Anfang der Sinusbildung zu sehen, bei dem 17 Stunden älteren Tiere ist sie bereits vollendet. Der breite Stil, an dem hier das grosse Blutsäckchen sitzt, wird später, wie schon am Ende des dritten Bebrütungstages ganz deutlich ist, zur Art. spinalis, nachdem er sich vorher verengert und seine Verbindung mit dem Sinus verloren hat.

Der letztere geht auch sehr erhebliche Formveränderungen ein. Sein dorsaler und mehr medialer Teil wird schmäler und infolge des starken Wachstums des Embryos in die Länge gezogen.

Es entsteht so aus ihm die Vena spinalis, als segmentaler Ast der V. cardinalis, in die sich der laterale und mehr ventral gelegene Teil des Blutsäckchens umwandelt.

Dieser ursprüngliche innige Zusammenhang zwischen Vena und Arteria spinalis ist noch am ausgewachsenen Tiere erkennbar, indem beide Gefässe auch da noch dicht beieinander verlaufen.

Die beschriebenen segmentalen Ausstülpungen der Aorten sind gewissermaßen die Ausgangspunkte für die Bildung der

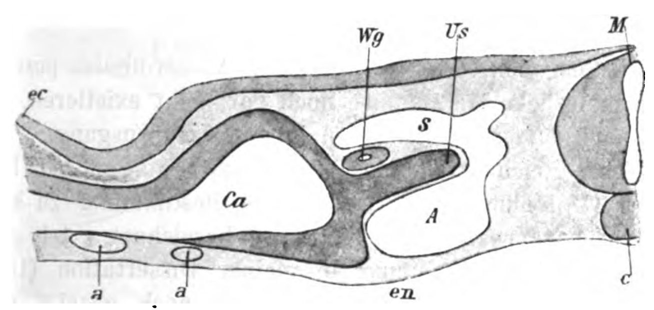


Fig. 2.

Abbildung eines Schnittes von einem 2 Tage 7 Stunden alten Embryo. Leitz: Oc. 0, Obj. 5, Tub.-L. 160 mm.

Sinusartige Ausstülpung der Aorta zur Bildung der hinteren Kardinalvene. a = Arterien des Darmfaserblattes, A = Aorta, c = Chorda, Ca = Cölomanlage, ec = Ektoderm, en = Entoderm, M = Medullarrohr, S = sinusartige Ausbuchtung der Aorta, Us = Ursegmentstiel, Wg = Wolffscher Gang.

hinteren Kardinalvenen. In einzelnen Präparaten von einem Embryo aus der 38. Bebrütungsstunde lagen an der Stelle des späteren lateralen Teils des Sinus einige mehr oder weniger zu Endothelien umgewandelte Zellen, teils in Gruppen, oft auch nur eine einzige. Sie können so angeordnet sein, dass sie einen kleinen Hohlraum begrenzen (Textfig. 1, Va). Es geben diese Zellen, soviel ich feststellen konnte, das Bildungsmaterial für die Sinusbildungen her, und indem sie sich vermehren und völlig zu Endothelien umwandeln, werden sie zu Gefässröhren, welche die einzelnen Sinus verbinden, um so einen kontinuierlichen Venenstrang herzustellen. Dieser Zustand wird aber erst am Anfange des vierten Bebrütungstages vollkommen erreicht. Die Bildung schreitet vom Kopf zum Schwanz fort, so dass z. B. die Kardinalvenenanlagen bei einem Embryo von zwei Tagen die Höhe der

Abgangsstelle der A. omphalomesenterica[1]) noch gar nicht erreicht haben, während sie sich bei einem Embryo von 2 Tagen 15 Stunden schon drei Segmente unterhalb dieses Punktes finden. Das Ergebnis ist schliesslich ein in der ersten Zeit noch sehr in seiner Weite variables Rohr, das dorsal oder leicht dorsomedial oder dorsolateral vom Wolffschen Gange gelegen ist. Zu einem eingehenderen Studium dieser ziemlich schwierigen Verhältnisse war das mir vorliegende Material nicht völlig ausreichend, daher bedürfen die erwähnten Befunde noch der Bestätigung durch fortgesetzte Untersuchungen.

Zu einer Zeit, in der die beiden V. cardinales posteriores als kontinuierliche Gefässrohre noch gar nicht existieren, nimmt eine neue Gefässentwicklung von ihnen ihren Ausgang.

Diese gleich zu beschreibende paarige Vene hat Hochstetter (18), ohne ihre ursprüngliche Bestimmung zu kennen, als V. revehens posterior der Urniere bezeichnet. Ich gab ihr in der vorläufigen Mitteilung in meiner Dissertation (13) den Namen „Urnierenpfortader", da sie, wie noch gezeigt werden soll, ursprünglich eine zuführende Vene ist; da aber die erste Bezeichnung nur für das zweite Stadium in ihrer Entwicklung, die von mir vorgeschlagene nur für das erste passt, ist es besser auf jede Benennung nach der Funktion des Gefässes zu verzichten; ich acceptiere daher den rein topographisch orientierten Ausdruck „Subkardinalvene", wie er von Minot und seinen Schülern eingeführt worden ist.

Die Anlage des Gefässes beginnt offenbar in den letzten Stunden des zweiten Tages und schreitet dann ziemlich rasch kaudalwärts weiter. Bei dem Embryo von 38 Stunden war bestimmt noch nichts von dieser Vene zu sehen, während zehn Stunden später vom Vorderende des Wolffschen Ganges bis drei Segmente oberhalb der Art. omphalomesenterica Anlagen zur Entwicklung gekommen waren.

Am deutlichsten ist der innige Zusammenhang zwischen Kardinal- und Subcardinalvene zu sehen in den Segmenten,

[1]) Leider ist es mir im folgenden meist nicht möglich, die Zahl der Segmente oder den genauen Ort durch Mitteilung der Nummer des betreffenden Segmentes anzugeben, da die Serienschnitte infolge einer ursprüglich anderen Bestimmung des Materials nach vorne zu meist nur bis in die Vorniere reichen.

welche den vordersten Teil des Wolffschen Ganges enthalten. Hier erscheinen die Subkardinalvenen geradezu als Sinus der Kardinalvenen, mit denen sie den Wolffschen Gang dorsal und

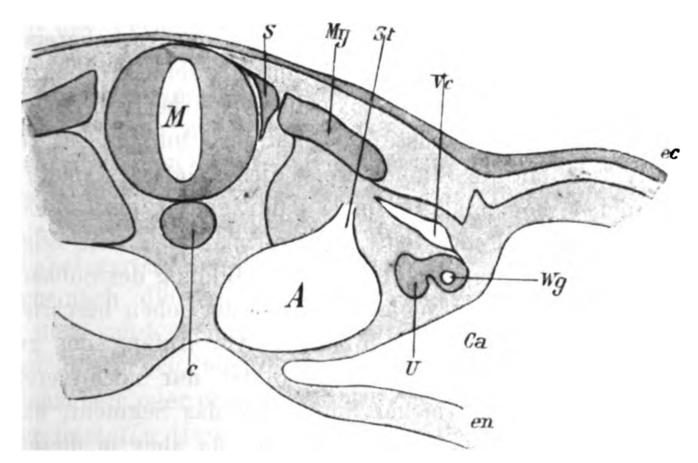


Fig. 3.

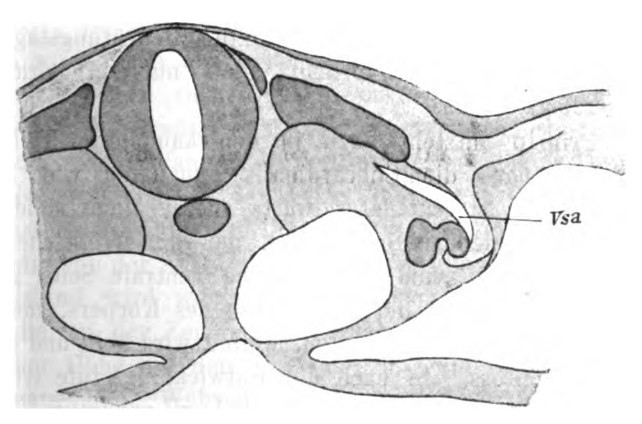


Fig. 4.

Abbildungen zweier aufeinander folgender Schnitte eines 2 Tage 7 Stunden alten Embryos. Leitz: Oc. 0, Obj. 5, Tub.-L. 140 mm. Erste Anlage der Subkardinalvenen.

A = Aorta, c = Chorda, ca = Cölomanlage, ec = Ektoderm, en = Entoderm, M = Medullarrohr, My = Myotom, S = Spinalganglion, St = Stiel einer sinusartigen Ausbuchtung der Aorta zur Bildung der Kardinalvene, U = Urnierenanlage, Vc = hintere Kardinalvene, Vsa = Anlage des Subkardinalvenenastes der hinteren Kardinalvene, Wg = Wolffscher Gang.

dorsolateral umrahmen. Diese Bilder erinnern lebhaft an die entsprechenden Verhältnisse bei den Amphibien (vergl. S. 152). Je weiter man nach hinten zu geht, desto weniger direkt ist der Zusammenhang zwischen V. cardinalis und subcardinalis, aber stets ist eine Verbindung da und zwar von vorneherein; das Verbindungsgefäss entsteht zuerst, und als seine Fortsetzung in der Längsachse kann die Subkardinalvene betrachtet werden. Dies zeigen aufs deutlichste die Figuren 3 und 4a—d, Taf. XI, welche typisch für die Bildungsweise dieses Gefässes sind. Textfigur 3 und 4 mögen als Beispiele dafür gelten, dass die Sprossbildung nach lateral und ventral das primäre ist. Sie zeigen zu gleicher Zeit, dass ursprünglich auch die Bildung der Subkardinalvenen, wie es scheint, segmental von der oben beschriebenen Sinusbildung ihren Ausgang nimmt. Am Anfang des zweiten Bebrütungstages finden sich diese Bilder nur noch vereinzelt, es kam dann nur ein solcher Spross auf das Segment, während sonst meist zwei oder drei sich finden, da aber in diesen vereinzelten Fällen stets die Bildung von der Segmentalanlage der Kardinalvenen ausging, möchte ich vermuten, dass ursprünglich z. B. in den letzten Stunden des zweiten Bebrütungstages, aus denen mir kein Material vorliegt, stets nur ein segmentaler Spross angelegt wurde.

Im Prinzip entsteht auch in den kaudaleren Teilen des Wolffschen Ganges die Subcardinalis genau so wie kranial. Die Kardinalvene streckt lateralwärts zuerst einen soliden sich dann bald aushöhlenden Spross aus, der den Wolffschen Gang lateralwärts umgreift und bis an seine ventrale Seite gelangt. Hier wächst er dann in der Längsachse des Körpers, meist wie es scheint, von vorne nach hinten, weiter, wird hohl und erreicht den nächsten Spross. Je nach der Entwicklungsstufe trifft man daher auf dem Querschnitt gar keine Anlage, oder nur eine Zelle oder ein Lumen an. Durch Zusammenwachsen dieser ursprünglich getrennten Anlagen in der Längsrichtung entsteht dann, wie dies auch Miller (35) beschrieben und gezeichnet hat, ein kontinuierlicher Stamm. Dies tritt aber erst allmählich ein; der Endzustand ist spätestens um die Mitte des vierten Tages erreicht. Das so gebildete Gefäss liegt dann ventral vom Wolffschen Gange.

In den kranialeren Segmenten verläuft es dicht neben den vom Cölom sich abschnürenden Urnierenkanälchen.

In einzelnen Präparaten, in denen gerade die Abschnürung der Harnkanälchen eingetreten ist, sendet die Subkardinalvene medialwärts gegen die dadurch entstandene Lücke einen Fortsatz aus (vgl. Fig. 5, Taf. XI). Solche Bilder, die öfter wiederkehren, können die Vermutung erwecken, dass die Abschnürung der Kanälchenanlagen rein mechanisch durch das Wachstum solcher Gefäßsprosse hervorgerufen würde. Aber mit gleichem Rechte könnte man auch die Trennung als den primären Vorgang betrachten, der dem wachsenden Gefässe gestattet, nach dieser Richtung hin einen Ast abzugeben. Leider liess sich diese interessante Frage nach meinen Präparaten nicht entscheiden. Ausser den medial gerichteten Sprossbildungen der Subkardinalvene, die wahrscheinlich die ersten Anfänge einer Verbindung mit der Aorta sind, zeigt sie noch keine Veränderungen. Von der Aorta geht zu dieser Zeit noch kein Gefäss in der Richtung nach der Urnierenanlage oder der Subcardinalis ab. Deutliche Verbindungen mit der letzteren treten erst 3—4 Stunden später auf.

Die ersten Äste, die die noch sehr kleinen Aorten abgeben, sind Anastomosen mit Dottergefässen, die im Darmfaserblatt lateralwärts verlaufen. Eine von diesen weitet sich besonders aus und wird zur A. omphalomesenterica. Bei dem Embryo von 38 Stunden waren sie schon zu erkennen. Fast gleichzeitig treten dann die erwähnten intersegmentalen Sinusbildungen der Aorta auf. Am Anfange des dritten Tages kommt es zu einer neuen Gefässbildung an der Aorta, die zuerst nur als Seitenast der Anastomosen mit den Dottergefässen erscheint, später aber selbständig von der Aorta ihren Ursprung nimmt. Der ursprüngliche Zustand wird wohl dadurch erreicht, dass jederseits die Aorta, die zu der Zeit etwas dorsal gerückt ist und ungefähr in gleicher Höhe mit dem Coelom liegt, wie früher grosse Äste lateral entsendet. Während diese aber bisher der ventraleren Lage der Aorten entsprechend, unverzweigt zwischen ventralem Coelomepithel und Entoderm nach der Peripherie verliefen, zwingt sie jetzt das spitzwinklig einspringende Coelomepithel, sich zu gabeln. (Vgl. Textfig. 5, Ad-l u. Av-l). Der so entstandene ventrale Ast nimmt dann wie früher seinen Weg nach den Dottergefässen hin, indes der dorsale Spross am dorsalen Coelomepithel entlang weiter wächst. Junge Segmente eines Embryo von 2 Tagen 13 Stunden zeigen diese Vorgänge am

besten. Ein derartiger Verlauf des dorsalen Gefässes wäre früher bei dem engen Zusammenhange von Coelomauskleidung und Mittelplatten noch nicht möglich gewesen; es ist daher auch nicht ausgeschlossen, dass diese Aortensprosse ähnlich wie die oben

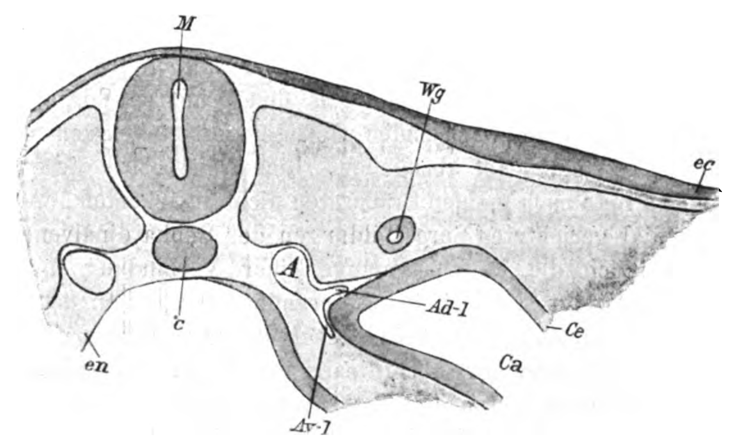


Fig. 5.
Abbildung eines Schnittes von einem 2 Tage 13 Stunden alten Embryo. Leitz: Ok. 0, Obj. 5, Tub.-L. 140 mm.
Verlauf der primitiven Äste der Aorta.
A = Aorta, Ad-l = primitiver Dorsolateralast der Aorta für das Hautfaserblatt, Av-l = primitiver Ventrolateralast der Aorta für das Darmfaserblatt, c = Chorda, ca = Cölomanlage, Ce = Cölomepithel, ec = Ektoderm, en = Entoderm, M = Medullarrohr, Wg = Wolffscher Gang.

beschriebenen Ausbuchtungen der Subkardinalvenen hier in den mehr kaudalen Partien des Embryo an der Abschnürung der Mittelplatten aktiv beteiligt sind. Wie schon erwähnt, treten diese dorsalen Aortenäste erst um die Mitte des 3. Bebrütungstages auf, also etwas später wie die Anlagen der Subkardinalvenen. Man begegnet ihnen zuerst in kaudalen Segmenten, in denen weder V. cardinales noch V. subcardinales deutlich entwickelt sind (vgl. z. B. Fig. 5). Erst bei einem Hühnchen von 2 Tagen 15 Stunden finden sich alle drei Gefässarten in einem Segmente zusammen, allerdings nicht mehr in dem ursprünglichen Zustand. Der Engpass zwischen Coelomepithel und Wolffschem Gang gestattet nicht die gleichzeitige Passage von zwei Gefässen. Die Anpassung an diese Verhältnisse geschieht in der Art, dass da, wo die Subkardinalvene angelegt wird, das Gefäss aus der

Aorta entweder zum grossen Teil obliteriert oder nur für eine kurze Strecke zur Entwicklung kommt. Welche Entstehungsart vorkommt, oder ob beide abwechseln, konnte ich nicht entscheiden. Das Ergebnis war jedenfalls, dass an solchen Stellen ein Gefäss aus der Aorta in der Richtung nach der Pfortader und dem dorsalen Coelomepithel eine Strecke weit zu verfolgen war. In vielen Fällen — und das ist für die kaudalen Segmente

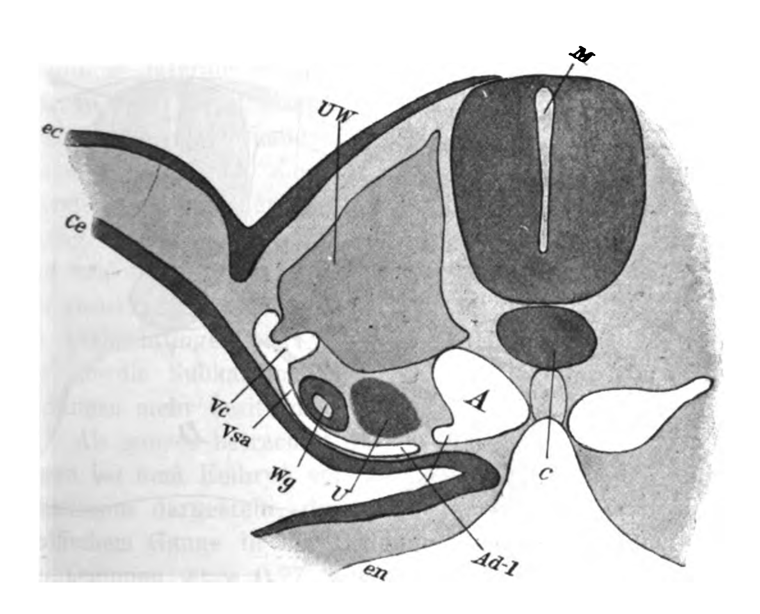


Fig. 6.

Abbildung eines Schnittes von einem 2 Tage 15 Stunden alten Embryo.
Leitz: Ok. 0, Obj. 5, Tub.-L. 140 mm.
Verlauf eines Dorsolateralastes der Aorta.

A = Aorta, Ad-l = primitiver Dorsolateralast der Aorta für das Hautfaserblatt. c = Chorda, Ce = Cölomepithel, ec = Ektoderm, en = Entoderm, M = Medullarrohr, U = Urnierengewebe, UW = Urwirbel, Vc = hintere Kardinalvene, Vsa = Subkardinalvenenast der Kardinalvene, Wg = Wolffscher Gang.

etwas älterer Embryonen wohl die Regel — findet eine deutliche Kommunikation mit der Subcardinalis, beziehungsweise dem Subkardinalvenenaste der V. cardinalis statt (vgl. Textfig. 6 u. 7). Auf diese Weise entsteht dann auch zum ersten Male eine Zirkulation in

der Subcardinalis, indem das Blut von der Aorta durch sie hindurch in die V. cardinalis fliesst, während bis dahin nur ein Teil des Kardinalvenenblutes in den Subcardinalvenen stagnierte. Vielfach bleibt bei solchen Anastomosen mit der Aorta in früheren Stadien die Längsverbindung der Subcardinaläste der Kardinalvenen aus, da das Blut direkten Abfluss hat.

Die beschriebenen Verhältnisse gelten nur für die hintersten Segmente des Embryos von zwei Tagen 15 Stunden, finden sich

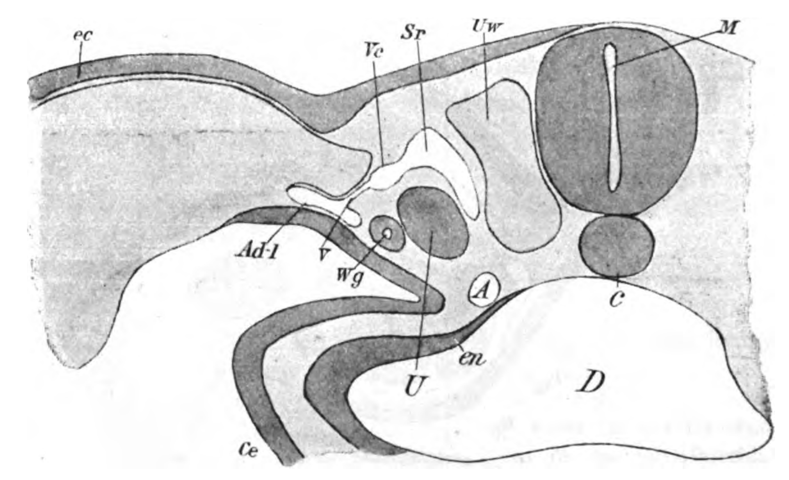


Fig. 7.

Abbildung eines Schnittes von einem 2 Tage 15 Stunden alten Embryo.
Leitz: Ok. 0, Obj. 5, Tub.-L. 140 mm.
Verlauf des primitiven dorsolateralen Astes der Aorta.
A = Aorta, Ad-l = primitiver dorsolateraler Ast der Aorta für das Hautfaserblatt, c = Chorda, Ce = Cölomepithel, D = geschlossenes Darmrohr, ec = Ektoderm, en = Entoderm, M = Medullarrohr, Sr = Rest einer sinusartigen Ausbuchtung der Aorta zur Bildung der hinteren Kardinalvene, U = Urnierengewebe, Uw = Urwirbelrest, V = Verbindung zwischen Dorsolateralast der Aorta und Kardinalvene, Vc = hintere Kardinalvene, Wg = Wolffscher Gang.

aber in ähnlicher Weise auch noch bei Embryonen aus der Mitte des vierten Brüttages an der entsprechenden Stelle wieder. Weiter kranialwärts dort, wo die allerersten Anlagen der hinteren Extremitäten erscheinen, und die Urnieren stärker gewachsen sind, geschieht die arterielle Blutversorgung der Gewebe

zwischen Cölom und Ektoderm auf einem anderen direkteren Wege.[1])

Die Entwicklung der voluminösen hinteren Gliedmassen ist von einer neuen Gefässentwicklung begleitet, da die schmalen Ästchen zwischen Wolffschem Gange und Cölomepithel nicht mehr ausreichen, um die gewaltigen neuen Anlagen mit Blut zu versehen, und das um so weniger, als auch die Urniere sich stark entfaltet und die beschriebenen Gefässe zusammendrückt. So finden wir in der zweiten Hälfte des dritten Tages mehr oder weniger voluminöse laterale Stämme von den Aorten ausgehen, welche hart an den Kardinalvenen vorbei, mit denen auch ab und zu Verbindungen vorhanden zu sein scheinen, nach der Peripherie hinziehen; es sind das die primitiven Extremitätenarterien, besonders stark in der Gegend der Gliedmassen entwickelt (vgl. Textfig. 8 u. 9 ff). Die erwähnten latero-dorsalen Aortenäste fehlen etwa von der Mitte der hinteren Extremitäten kranialwärts völlig (nur ausnahmsweise kommen noch Reste dieser Gefässe in Gestalt von Ausbuchtungen oder Sprossen der Aorta vor), so dass von hier ab die Subkardinalvenen keine direkten arteriellen Verbindungen mehr besitzen.

Als ganzes betrachtet werden diese beiden neu auftretenden Venen bei dem Embryo von zwei Tagen 15 Stunden durch Gefässanlagen dargestellt, die jederseits ventral von Urniere und Wolffschem Gange in der Längsrichtung des Körpers verlaufen. Sie beginnen etwa 0,77 mm unterhalb des Abgangsortes der A. omphalomesenterica, stehen aber kaudalwärts vielfach noch nicht miteinander in Zusammenhang. Die Verbindung zu einem längeren Stamm beginnt erst kurz oberhalb der angegebenen Stelle, aber auch hier sind noch hie und da kleine Unterbrechungen vorhanden. Das kraniale blinde Ende liegt etwa 2 mm oberhalb der Dotterarterie in der Vorniere, in der das Gefäss stellenweise ein sehr grosses Lumen hat und wie ein Sinus der Kardinalvene erscheint. Das Kaliber ist im allgemeinen recht klein und schwankt sehr im Durchmesser; an der weitesten Stelle

[1]) Vergl. S. 23--26 meiner Dissertation (13). Einen Teil der Untersuchungen dieses Abschnittes habe ich als vorläufige Mitteilung schon in meiner Dissertation veröffentlicht, aber der Vollständigkeit halber und vor allem, um die dort fehlenden Belege durch Zeichnungen zu geben, muss ich mich hier in manchen Stücken wiederholen.



erreicht es etwa den dritten bis vierten Teil der Grösse des entsprechenden Kardinalvenenabschnittes. Beziehungen zu anderen Gefässen als den besprochenen besitzt dieser Embryo noch nicht.

Dies wird vom Ende des dritten Bebrütungstages ab anders. Die beiden Subkardinalvenen gehen jetzt eine neue, sehr wichtige Verbindung ein, und zwar jederseits mit einem grossen ventral gelegenen Gefässe, dessen Herkunft etwas ausführlicher geschildert werden muss.

Dies Gefäss erscheint zum ersten Male deutlich zu einer Zeit, wo der Enddarm schon eine Strecke weit geschlossen ist, also ungefähr um die 60. Bebrütungsstunde. Es teilt sich, aus einem ganz kurzen, im Schwanze wurzelnden Endstück hervorgehend, unterhalb der Cloake in zwei ziemlich starke Äste, die rechts und links vom Darm aufwärtsziehen (vgl. Textfig. 9, Vsi).

Die Kardinalvenen haben z. B. bei einem Embryo von 2 Tagen 23 Stunden das kaudale Ende des Wolffschen Ganges noch nicht erreicht, 1—2 Segmente höher finden sich die ersten noch sehr unscheinbaren und noch nicht überall zusammenhängenden Anlagen, und erst 3—4 Segmente kranialwärts finden sich die ersten deutlichen Seitenäste. So kommt es, dass fast das gesamte venöse Blut der hinteren Körperhälfte einschliesslich der hinteren Gliedmassen durch grosse venöse Räume (Textfig. 9, Vd, Vf) in die beiden ventralen Gefässe einströmt, stellenweise sind auch direkte Anastomosen mit den zuführenden Arterien, den primitiven Femoralarterien und den erwähnten bedeutenden kleineren Ästen des Darmfaserblattes, vorhanden (vgl. Textfig. 8). Etwas weiter kranialwärts, da, wo der Darm als geschlossenes Rohr mit dem breiten, kurzen, dorsalen Darmgekröse der Aorta anhängend nach vorn verläuft, nähern sich die beiderseitigen Gefässe der Mittellinie und verschmelzen ventral vom Darm vorübergehend zu einem Stamm, trennen sich dann wieder und gehen jederseits eine Verbindung mit Allantoisgefässen ein. Von der Stelle an, wo der Darm noch offen ist, verlaufen beiderseits die Venen in den Darmlamellen, um da, wo die grossen Dottervenen an den Embryo herantreten, in sie einzumünden.

In den letzten Stunden des vierten Tages verengern sich diese Einmündungsstücke immer mehr, gleichzeitig nimmt auch das Volumen der ganzen Venen ab. Da die Bildung der vorderen Bauchwand kranialwärts fortschreitet, geht nach und nach auch

die Verbindung mit den Allantoisgefässen verloren. So veröden nach und nach beide Gefässe; ihre letzten Spuren sind am Ende des fünften Tages verschwunden.

Das arterielle Blut fliesst diesen Gefässen durch die primitiven Femoralarterien (vgl. Textfig. 8 u. 9, f) und die schon erwähnten ventralen Äste der Aorta für das Darmfaserblatt (vgl. Textfig. 9, Av-l) zu. Letztere werden auch bald enger und münden stellenweise

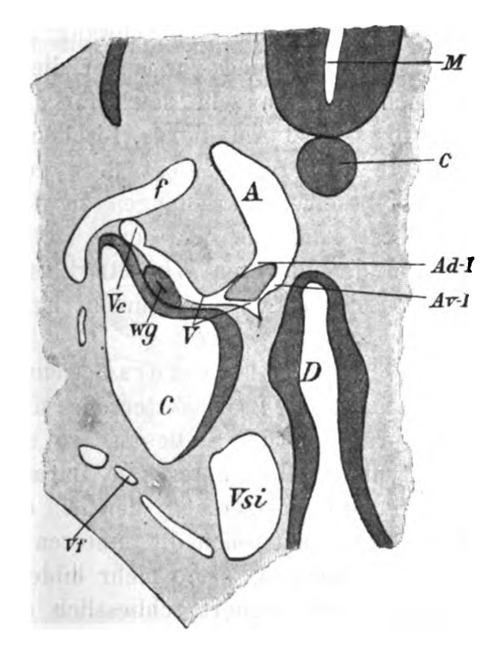


Fig. 8.

Abbildung eines Schnittes aus dem hinteren Körperende eines drei Tage acht Stunden alten Embryos. Leitz: Ok. 0, Obj. 5, Tub.-L. 140 mm.

Verlauf eines Verbindungsgefässes zwischen Subintestinal- und Kardinalvenen. A = Aorta, Ad-l = Dorsolateralast der Aorta, Av-l = Ventrolateralast der Aorta, c = Chorda, C = Cölom, D = Darmrohr, f = primitive Femoralarterie, U = Urnierengewebe, V = Verbindungsgefäss zwischen Kardinal- und Subintestinalvene, Vc = hintere Kardinalvene, Vf = venöse Gefässe aus den hinteren Extremitäten und Rumpfwandungen zur Subintestinalvene, Vsi = Subintestinalvene, Wg = Wolffscher Gang.

in die noch zu erwähnenden venösen Abflussbahnen für die beiden unter dem Darm gelegenen Gefässe (vgl. Textfig. 8, V), um dann grösstenteils mit den letzteren auch selbst zu verschwinden.

Hochstetter[1]) hat die beiden Gefässe zuerst kurz beschrieben. Ich kann seinen Befund durchaus bestätigen, nur erhalten sie sich noch etwas länger, wie er angibt, und die wichtigen Beziehungen zu den Subkardinalvenen werden nicht von ihm erwähnt. Ebensowenig gibt Hochstetter eine Deutung oder Benennung für seine Entdeckung. Meiner Ansicht nach haben wir hier die Reste eines längst überwundenen Organisationszustandes vor uns, nämlich die rudimentären Anlagen einer V. subintestinalis. Der Ursprung im Schwanz als V. caudalis, die Lage ventral vom Darm und vor allem die Verbindungen mit den Dottervenen sprechen sehr stark für diese Auffassung. Die V. subintestinalis ist bei Amphioxus, Fischen und Amphibien die zuerst angelegte Körpervene, liegt dort genau wie beim Hühnchen und hat dieselben Beziehungen zu den V. omphalomesentericae. Ebenso kann sie dort auch stellenweise paarig auftreten. Dass bei den niederen Wirbeltierklassen keine Verbindungen mit Allantoisgefässen vorkommen, ist nicht zu verwundern, da dies Organ dort fehlt.

Wie Vogt (17) nach Hochstetters Bericht bei Coregonus Palea gefunden hat, ist die Darmdottervene ursprünglich die Fortsetzung der Aorta von der Stelle an, wo sie ventralwärts umbiegt. Sie liegt unmittelbar unter dem Darm, ihr Anfangsstück im Schwanz, die Fortsetzung der A. caudalis, heisst V. caudalis. Erst später entstehen die hinteren Kardinalvenen. Je mehr diese sich entwickeln, desto mehr bildet sich die Subintestinalvene zurück und verliert schliesslich die Verbindung mit der V. caudalis. Daher ist die bei den Embryonen sämtlicher Fische angelegte Vene bei den erwachsenen Tieren mit wenigen Ausnahmen (z. B. Petromyzon) nicht mehr vorhanden. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Amphibien; nur bei Salamandrinen bleibt ein Stück als Rusconische Vene bestehen, bei Gymnophionen als „ventraler Ast“ (Brauer, 4) der Hohlvene.

Über das Vorkommen einer V. subintestinalis bei den Reptilien habe ich in der Literatur keine Angabe finden können; ich vermute aber, dass auch bei dieser Tierklasse zu irgend einer Zeit das Gefäss in seiner ganzen Länge angelegt ist, umsomehr als sein Anfangsteil, die V. caudalis, sich sehr lange erhält.

[1]) Morphol. Jahrbuch Bd. XIII, S. 577.

Auch für die Verhältnisse bei Säugetieren fehlen bisher meines Wissens Untersuchungen.

Leider habe ich die allererste Anlage der Subintestinalvene beim Hühnchen nicht verfolgen können, da es mir nicht gelang, sie in ganz frühen Stadien unter der Menge von Gefässen im Darmfaserblatt herauszufinden. Daher kann ich auch nicht beurteilen, ob sie auch hier die erste auftretende Körpervene ist.[1])

Die Verbindungen mit den Subkardinalvenen entstehen um die Zeit, in der die Einmündungsstellen der Kardinalvenen beginnen enger zu werden, also in den letzten Stunden des dritten

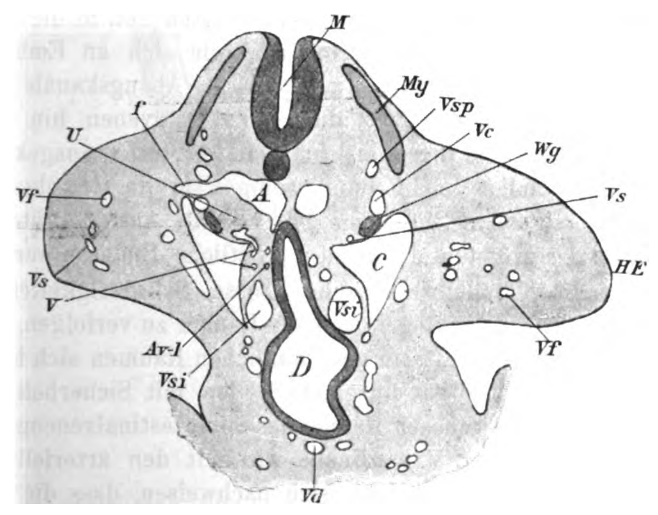


Fig. 9.

Schnitt aus dem hinteren Körperende eines Embryos von 3 Tagen 8 Stunden. Leitz: Ok. 2, Obj. 2, Tub.-L. 140 mm.

Die Subintestinalvenen mit ihren Verbindungsgefässen (Übersichtsbild). A = Aorta, Av-l = Ventrolateralast der Aorta, C = Coelom, D = Enddarm, f = primitive Femoralarterie, HE = hintere Extremität, M = Medullarrohr, My = Myotom, U = Urnierengewebe, V = Verbindung zwischen Subkardinal- und Subintestinalvene, Vc = hintere Kardinalvene, Vd = venöse Gefässe des Darms und der vorderen Bauchwand zur Subintestinalvene, Vf = venöse Gefässe der hinteren Extremität, Vs = Subkardinalvene, Vsi = Subintestinalvene, Vsp = Spinalvene zur Kardinalvene, Wg = Wolffscher Gang.

und den ersten des vierten Tages. Während infolge des unvollkommenen Entwicklungszustandes der Kardinalvenen in den

[1]) S. 27—29 meiner Dissertation (13).

kaudaleren Segmenten alles Blut der hinteren Körpergegend von den Subintestinalvenen abgeführt wird, teilen sie sich in dem Maße, als die Kardinalvenen sich kaudalwärts verlängern und erweitern, mit diesen in ihre Aufgabe. Je schwieriger aber der Abfluss durch die Subintestinalvenen infolge der Verengerung an der Mündung wird, destomehr überwiegen die Kardinalvenen und reissen nach und nach die ganze Funktion an sich, was dann später notwendig zum Verschwinden der Darmdottervenen führen muss. Da aber die sehr beträchtliche Blutmenge, die sich aus der hinteren Körperhälfte in den Subintestinalvenen angesammelt hat, nach oben nur zum kleinsten Teil in die Dottervenen abfliessen kann, entwickeln sich, wie sich an Embryonen um die 72. Bebrütungsstunde sehen lässt, Abzugskanäle gegen die Kardinalvenen und gegen die Subkardinalvenen hin (vergl. Textfig. 9 Vf). Es sind dies meist keine mit Endothel ausgekleidete Gefässrohre, sondern mehr oder weniger breite Gewebsspalten, in denen man ab und zu Blutkörperchen antrifft. Auch die Intestinalvenen besitzen grösstenteils keine eigentliche Endothelwand.

Es macht stellenweise sehr grosse Schwierigkeiten, den Verlauf derartiger, oft kleiner venöser Räume zu verfolgen, zumal da auch das arterielle Blut in ganz ähnlichen Räumen sich bewegt. Trotzdem konnte ich an einzelnen Stellen mit Sicherheit einen Zusammenhang der venösen Räume des Subintestinalvenengebietes sowohl mit denen der V. cardinalis wie mit den arteriellen der Aorta feststellen. Ebenso lässt sich nachweisen, dass die Darmdottervenen unzweifelhaft auch mit den Subintestinalvenen, die ihrerseits Verbindungen mit den Kardinalvenen besitzen, kommunizieren, wofür die Textfig. 8 und 9 V Belege sind. Meiner Überzeugung nach können diese beiden erwähnten Verbindungen der Darmdottervenen nichts anderes zur Folge haben, als dass eben allmählich das in ihnen gestaute Blut auf diesen Wegen abfliesst. Da das Volumen der Kardinalvenen sehr bald schon grösser geworden ist wie das der Darmdottervenen in derselben Gegend, ist man zu dieser Annahme schon aus rein physikalischen Gründen gezwungen, denn die Flüssigkeit fliesst stets vom kleineren Querschnitte zum grösseren hin. Für die Beurteilung der Funktion der Subkardinalvenen ist dieser Zustand von grosser Bedeutung; es kann danach kein Zweifel sein, dass sie von der zweiten Hälfte des dritten Tages bis zum Anfange des fünften Tages zuführende

Urnierengefässe, d. h. den Jacobsonchen Venen der niederen Säugetiere analog sind. Der weitere Entwicklungszustand der Urniere spielt ja hierbei keine Rolle. Auch oberhalb der Stelle, wo die grossen Dottervenen an den Embryo herantreten, funktio-

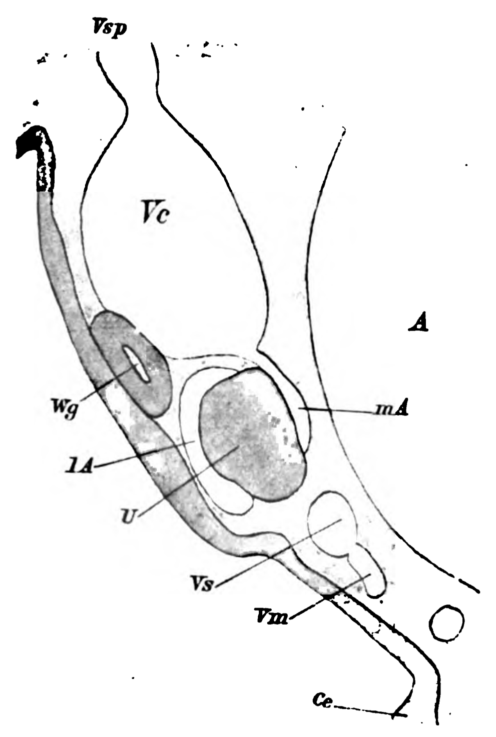


Fig. 10.

Abbildung eines Schnittes von einem 3 Tage 8 Stunden alten Embryo.
Leitz: Ok. 0, Obj. 5, Tub.-L. 140 mm.
Die Hauptverbindungen zwischen Kardinal- und Subkardinalvene.
A = Aorta, Ce = Cölomepithel, lA = laterale Anastomose zwischen Kardinal- und Subkardinalvene, mA = mediale Anastomose zwischen Kardinal- und Subkardinalvene, U = Urnierengewebe, Vc = hintere Kardinalvene, Vm = venöses Gefäss aus dem dorsalen Darmgekröse zur Subkardinalvene, Vs = Subkardinalvene, Vsp = Spinalvene, Wg = Wolffscher Gang.

nieren die Subkardinalvenen als zuleitende Gefässe, denn hier sammelt sich, durch lakunöse Räume ihnen zugeführt, ein grosser Teil des venösen Blutes des Mesenteriums, kranialwärts von der Eintrittsstelle der grossen Dottervenen in die Leber sogar alles venöse Blut aus diesem Gebiete, in ihnen und wird durch breite

Anastomosen den Kardinalvenen zugeführt (vgl. Textfig. 10). Einen ähnlichen Befund erwähnt Lewis beim Kaninchen.

Die ursprünglichen oben S. 160 beschriebenen primären Verbindungen zwischen Kardinal- und Subkardinalvene lateral vom Wolffschen Gange verschwinden in der 2. Hälfte des dritten Tages; nur noch im kranialsten Teil der Urniere und in der Vorniere sind noch am 4. Tage vereinzelte laterale Anastomosen vorhanden. Der Grund für die Verödung liegt offenbar in der starken Volumzunahme der Urniere, durch die der Wolffsche Gang hart ans Cölomepithel herangedrängt wird und dadurch die dort verlaufenden kleinen Gefässe undurchgängig macht.

Es entstehen dafür neue Verbindungen der beiden Venen medial vom Wolffschen Gange. Diese verlaufen entweder medial (vgl. Textfig. 10, mA) oder lateral (vgl. Textfig. 10, lA) von den Urnierenkanälchen. Später, mit der fortschreitenden Entwicklung der letzteren wird dies ursprünglich einfache venöse Gefässnetz viel komplizierter. Miller hat dafür (35, S. 289) eine gut übersichtliche Rekonstruktion gegeben. Alle späteren Umwandlungen lassen aber ohne grosse Schwierigkeit den Grundtypus noch erkennen (vgl. z. B. Textfig. 15 und Fig. 20 auf Taf. XIV).

Die phylogenetisch wichtige Funktion als Urnierenpfortadern übernehmen die Subkardinalvenen jedoch nur für kurze Zeit, denn von dem Augenblicke an, wo durch Verschmelzung einiger lakunöser Anlagen im Hohlvenengekröse untereinander und mit einem Spross des Ductus venosus der Leber die Verbindung zwischen diesem und der rechten Subkardinalvene eintritt, was am Ende des 4. oder Anfang des 5. Bebrütungstages geschieht (vgl. Fig. 23 a und b Taf. XV von einem schon etwas älteren Tiere), geht der Charakter der letzteren als Pfortader verloren.

Bezüglich der Entstehung der V. cava und über das weitere Schicksal der Subkardinalvenen vermag ich nichts neues zu berichten, da ich in allen wesentlichen Punkten die Untersuchungen von Hochstetter (18, 20, 22) und Miller (35) bestätigt fand.[1]) Nur die wichtigen Folgen, die die Hohlvenenentwicklung für die Zirkulationsverhältnisse in den Urnieren mit sich bringt, möchte ich noch kurz erwähnen. Die wichtigsten morphologischen Momente sind ausser der erwähnten Verbindung zwischen Ductus

[1]) Vgl. auch S. 33—37 meiner Dissertation.

venosus und rechter Subkardinalvene die Verschmelzung der letzteren mit dem entsprechenden Gefässe der anderen Seite und die Verödung der kranialen Abschnitte der hinteren Kardinalvenen.

Für den venösen Blutstrom der unteren Körperhälfte haben diese neuen Verhältnisse wichtige Veränderungen zur Folge. Alles venöse Blut der Extremitäten und Rumpfwandungen sammelt sich in den letzten Stunden des 4. Bebrütungstages in den hinteren Kardinalvenen an. Da aber nun der direkte Weg zum Herzen nicht mehr gangbar ist, wird es gezwungen, die Anastomosen zur Hohlvene zu erweitern und sich auf diese Weise durch die V. cava und den Ductus venosus zum Herzen Abfluss zu bahnen.

Auf diese Weise entsteht jetzt — diesmal aber mit vertauschten Rollen — ein neues Pfortadersystem der Urnieren, das Homologon der bei Fischen und Amphibien zeitlebens bestehenden Zirkulationsart in den Nieren. Aber auch dessen Bestand ist nur kurz, es erreicht sein Ende mit dem Zeitpunkte, wo Vena Cava und hintere Kardinalvenen mit Umgehung der Urnieren durch eine breite Anastomose in Verbindung treten, wie das Hochstetter (18) zuerst beschrieben hat. Nun benutzt alles venöse Blut der Kardinalvenen diesen nächsten und breitesten Weg. Sie selbst verengern sich infolgedessen in ihrem oberen Abschnitte sehr stark (vgl. Fig. 23, a und b, Taf. XV) und verschwinden stellenweise ganz. Nachdem dann nach und nach das Gefäßsystem der Urniere verödet ist, werden schliesslich die kranialen Abschnitte der Subkardinalvenen zu Suprarenalvenen, die kaudalen zu Venae spermaticae internae.[1])

Wenn ich die mitgeteilten Befunde mit den Resultaten der Arbeiten von Hochstetter und Miller vergleiche, so habe ich in vielen wesentlichen Punkten die Untersuchungen dieser Forscher bestätigen können, vor allem, was die Entstehung der Hohlvene und das zweite Pfortadersystem der Urnieren angeht. Wie Miller konnte auch ich die selbständige Entstehung der linken hinteren Subkardinalvene (V. revehens der Urniere) nachweisen, was für die rechte schon Hochstetter (22) angegeben hatte.

[1]) Diese letztere Tatsache scheint schon Bornhaupt gekannt zu haben (vgl. (7), S. 25).

Bezüglich der Anlage dieser Gefässe, die Hochstetter nicht weiter beschreibt, weiche ich jedoch in einem wesentlichen Punkte von Miller ab. Er behauptet nämlich, dass zweifellos die Subkardinalvenen ganz selbständige Bildungen seien, die erst sekundär mit den Kardinalvenen Verbindungen eingehen, und betont dies als Gegensatz zu allen anderen Wirbeltierklassen. Tatsächlich aber lässt sich, wenn man die frühesten Stadien untersucht, mit voller Sicherheit die Abhängigkeit der Subkardinalvenen von den Kardinalvenen nachweisen (S. 161). Millers Untersuchungen begannen offenbar erst mit der 60.—70. Bebrütungsstunde, und das ist gerade der Zeitpunkt, in dem, wie oben erwähnt, die primären Verbindungen lateral vom Wolffschen Gange veröden, und die neuen medialen angelegt werden. Dieses sind allerdings sekundäre Gefässe, aber in anderem Sinne wie Miller meint, und so ist es gut begreiflich, wie er zu dem Irrtum von der selbständigen Entstehung der Subkardinalvenen kam. Hätten seine Untersuchungen schon mit den letzten Stunden des 2. Tages eingesetzt, so wären ihm die primären lateralen Anlagen sicher nicht entgangen.

Dass die Subkardinalvene bis zur Entstehung eines kontinuierlichen Hohlvenenstammes als zuführende Vene funktioniert, und welche Rolle dabei die Subintestinalvene spielt, finde ich bei den beiden Autoren nicht erwähnt. Die Analogie mit der Jacobsonschen Nierenpfortader ist hier sehr weitgehend, sowohl morphologisch, wenn wir an die oben (S. 152) mitgeteilte Entstehungsweise bei Salamandra denken, als auch funktionell; denn auch die Subkardinalvenen führen ebenso wie die Nierenpfortadern der Fische und Amphibien den Urnieren Blut aus den Extremitäten und den Rumpfwandungen zu.

Wenn wir uns nach einer Homologie für diese Verhältnisse bei anderen Wirbeltierklassen umsehen, so liegt es sehr nahe, die von Hochstetter (19) beschriebenen V. advehentes posteriores der Urnieren bei Reptilien heranzuziehen.[1]) Bei diesen Gefässen, deren Lage und Verlauf — die erste Entstehung ist meines Wissens bisher noch nicht genau untersucht — so sehr an die

[1]) In meiner Dissertation hatte ich (vgl. 40 u. fgd.) von einer Analogie bei diesen Gefässen gesprochen, was aber, wie ich mich jetzt überzeugt habe, nicht richtig ist.

entsprechenden Verhältnisse beim Hühnchen erinnert, ist der Pfortadercharakter ganz deutlich, wenigstens bei Lacerta, wo ursprünglich die Subkardinalvenen die Fortsetzungen der Kaudalvene darstellen. Leider finde ich in der Literatur keine Angaben darüber, ob auch bei den Reptilien ausser dem Blut des Schwanzes ursprünglich auch noch Extremitätenblut in die Kaudalvenen einmündet, und ob die Subkardinalvenen auch venöses Blut aus dem Mesenterium beziehen. Während bei Lacerta die Verbindung der Kaudalvene mit den Kardinalvenen erst eine sekundäre Bildung darstellt und nach Hochstetters Angaben (19) erst mit der Hohlvenenanlage eintritt, scheint das bei Tropidonotus der primäre Zustand zu sein. Auch beim Hühnchen wird eine Kaudalvene angelegt, aber wohl infolge der geringeren Entwicklung des Schwanzes bei den Vögeln viel weniger mächtig und lang; auch hier werden Verbindungen mit den Kardinal- und Subkardinalvenen eingegangen, aber diese sind beim Huhn nicht so innig und unmittelbar, sondern werden durch die S. 171 erwähnten Anastomosen hergestellt. Bei dieser weitgehenden Übereinstimmung glaube ich, dass man die Subkardinalvenen des Hühnchen durchaus als den V. advehentes der Reptilien-Urnieren auch funktionell homologe Bildungen ansprechen darf.

Auch bei den Amphibien scheint sich ein Homologon für dieses erste Urnierenpfortadersystem zu finden, wenigstens bei den Gymnophionen, bei denen wir dank Brauers ausgezeichneter Arbeit (4) über die Entstehung des venösen Systems der hinteren Körperhälfte sehr eingehend unterrichtet sind. Bei Hypogeophis stehen die ventral vom Wolffschen Gange gelegenen Kardinalvenen (nach der von den Amerikanern vorgeschlagenen, besseren Nomenklatur die Subkardinalvenen) ursprünglich mit der Kaudalvene in breiter Verbindung, während die sogenannten „zuführenden Nierenvenen", die eigentlichen Kardinalvenen, wofür sie Brauer mit Recht anspricht, in diese Gegend noch gar nicht herunterreichen. (Vgl. Brauers sehr instruktive Fig. 203, Taf. XIX). Beide Venenstämme sind jederseits durch Queranastomosen[1]) in der Urniere verbunden, so dass auch hier anfangs die Subkardinal-

[1]) Mit vollem Recht hält meines Erachtens Brauer „auch den Teil der sogenannten Kardinalvenen," (Subkardinalvenen der Amerikaner) „welcher den ventralen hinteren Abschnitt mit dem vorderen dorsalen verbindet", (S. 131) für ein Quergefäss.

vene zum zuführenden Gefäss wird. Aber wie bei Vögeln und Reptilien ist dies auch hier nur ein vorübergehender Zustand. Die Kardinalvenen haben sich nämlich sehr bald bis zur Kaudalvene rückwärts verlängert und verbinden sich auch ihrerseits mit ihr, so dass für ganz kurze Zeit die Kaudalvene mit Kardinal- und Subkardinalvenen in Zusammenhang steht, ähnlich wie bei den Vögeln. Bald aber bekommt die Kardinalvene das Übergewicht und die Verbindungen mit den Subkardinalvenen, die mittlerweile zur Hohlvene verschmolzen sind, veröden. Mit dem Augenblick, wo die kranialen Stücke der Kardinalvenen obliterieren, ist auch hier das zweite, hier zeitlebens dauernde Pfortadersystem zur Entwicklung gekommen. Die Anlage der Subkardinalvenen konnte Brauer nicht überall genau verfolgen, aber in der Vornierengegend konnte er feststellen, dass es hier durch Verschmelzung segmentaler Aussackungen der Kardinalvenen geschah, und vermutet dieselbe Entstehungsart auch für den Urnierenteil. Auch das würde sehr an das Hühnchen erinnern.

Auffallend gross ist auch die Ähnlichkeit in der Entstehung der Subkardinalvene zwischen Hühnchen und Salamander (vgl. 13, S. 37—39).

Ob dies primäre Pfortadersystem auch bei Säugetieren zur Anlage kommt, weiss ich nicht. Dass auch dort die Urnierenteile der späteren Hohlvene als ventral von den Urnieren gelegene Gefässstämme selbständig vor der Verbindung mit dem Leberteil der Cava zur Entwicklung kommen, ist durch die neueren Arbeiten, besonders von Zumstein (61—63), Lewis (30, 31) und Soulié und Bonne (54) festgestellt. Ebenso fanden die beiden letzteren Autoren, dass auch beim Maulwurf die Bildung dieser Gefässe von den Kardinalvenen ihren Ausgang nimmt, indem deren Queräste zur Urniere an ihrem ventralen Ende ein Längsgefäss bilden, von Soulié und Bonne als „veines internes du mésonephros" bezeichnet. Diese Queranastomosen verlaufen alle medial vom Wolffschen Gange, und zu der Zeit, wo sie nach der Angabe der Autoren zuerst auftreten, hat sich die Urniere schon ziemlich weit entwickelt. Es würden demnach bei den bisher untersuchten Säugetieren die beim Hühnchen sekundär auftretenden Verbindungen hier die primären sein, und nichts würde mehr an die ursprüngliche bei Amphibien und Vögeln festgestellte Verbindung lateral vom Wolffschen Gange erinnern.

Vielleicht ergibt eine Untersuchung viel jüngerer Stadien, etwa solcher, welche den entsprechenden Stand der Urnierenentwicklung zeigen wie Hühnchen aus den ersten Stunden des 3. Tages, doch noch Anklänge an die ursprüngliche Entwicklungsart.

Lewis (30) beschreibt für das Kaninchen ähnliche in die Subkardinalvenen einmündende Äste aus dem Mesenterium, wie ich sie beim Hühnchen sah. Für das venöse Blut dieser Gegend wäre also tatsächlich die Subkardinalvene ein zuführendes Gefäss. Ob dies Verhalten bei den Säugern der einzige Überrest von dem ursprünglichen, primären Pfortadersystem der Urniere der anderen Wirbeltiere ist, vermag ich nicht zu entscheiden. Fast scheint es so; denn eine Subintestinalvene oder ein dieser entsprechendes Gefäss ist bisher noch nicht gefunden worden.

Zu einem deutlich entwickelten sekundären Pfortaderkreislauf durch die Urnieren scheint es bei der höchsten Wirbeltierklasse im allgemeinen nicht zu kommen (20, 22), nur bei Monotremen finden sich nach Hochstetters Untersuchungen (21, S. 255) noch deutliche Anklänge daran.

Die Entstehung der Glomeruli.

Da das mir zur Verfügung stehende Material von Serienschnitten bei einzelnen Embryonen, besonders jüngeren, nicht mehr die ganze Vorniere umfasst, habe ich mich bei den folgenden Untersuchungen im wesentlichen auf die Urnierenglomeruli beschränkt. Unter den letzteren verstehe ich in Übereinstimmung mit fast allen Autoren die sogenannten „inneren" d. h. die vom Coelom ganz oder fast ganz getrennten Gefässknäuel. Die letztere Einschränkung ist notwendig, da sonst die sogenannten Übergangsglomeruli ausgeschlossen wären, von denen meist der eine Teil deutlich zu einem inneren, der andere zu einem äusseren, sogenannten Vornierenglomerulus gehört.

Auf diese Weise lassen sich meiner Meinung nach auch genetisch die beiden Arten von Glomeruli unterscheiden, denn ich habe keinerlei Anhaltspunkte dafür finden können, dass etwa beim Hühnchen in ähnlicher Weise, wie Wiedersheim (60) es sich bei Schildkröten und Krokodilen vorstellt, durch Umwachsung und Abschliessung von der Leibeshöhle ein äusserer Glomerulus sekundär in einen inneren verwandelt wird.

Die ersten deutlich entwickelten Urnierenglomeruli finden sich bei Embryonen aus den letzten Stunden des dritten Bebrütungstages. Ein Embryo von 2 Tagen 23 Stunden z. B. zeigt sowohl in der Höhe der Flügelanlagen, wie im Bereiche des hinteren Urnierenabschnittes (vgl. Textfig. 11) deutlich Malpighische Körperchen, allerdings nur in vereinzelten Segmenten.

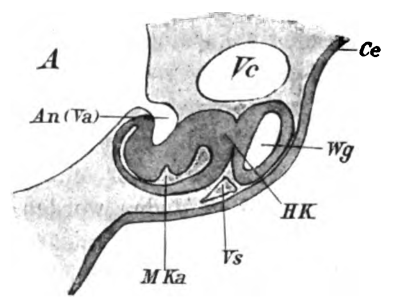


Fig. 11.
Abbildung eines Schnittes von einem 2 Tage 23 Stunden alten Embryo.
Leitz: Ok. 0, Obj. 5, Tub.-L. 140 mm.
Anlage eines Malpighischen Körperchens der Urniere.
A = Aorta, An = Art. nephridica, das Vas afferens des Malpighischen Körperchens, Ce = Cölomepithel, HK = Harnkanälchen, MKa = Anlage eines Malpighischen Körperchens, Vc = hintere Kardinalvene, Vs = Subkardinalvene, Wg = Wolffscher Gang.

Auch für die Beschreibung des Entwicklungsvorganges der Glomeruli in der Urniere ist es zweckmässig, wie bei den Kanälchen, verschiedene Teile des Organs zu unterscheiden. In dem kranialsten Abschnitte, etwa bis zu dem 14. und 15. Segment, wo die Kanälchen nicht voll zur Ausbildung kommen und bald atrophieren, entstehen auch gar keine oder nur sehr rudimentäre Anlagen.

Um die Entstehung der Malpighischen Körperchen zu verfolgen, kommen daher nur der zweite und dritte Abschnitt der Urniere in Betracht. Im Prinzip werden in beiden Regionen die Malpighischen Körperchen in derselben Weise angelegt, aber im einzelnen sind doch einige Unterschiede vorhanden, die hauptsächlich in der verschieden weiten Entfernung von der Aorta und dem etwas anders gearteten Muttergewebe ihren Grund haben. Am wichtigsten ist die Tatsache, dass die Glomeruli in den beiden Abschnitten von der Aorta her ihren Ursprung nehmen. Ich glaube

mit voller Sicherheit eine Entstehung des Glomerulus in loco, wie es die oben (vgl. S. 146) erwähnte Gruppe von Autoren annimmt, ablehnen zu können. Denn überall da, wo in der Einbuchtung des blinden Endes eines Harnkanälchens, die in den frühesten Stadien meist dorsal oder dorso-medial gerichtet ist, ein kleines Gefässlumen oder ein rotes Blutkörperchen lag, vermochte ich eine, wenn auch oft nur sehr feine Verbindung mit der Aorta nachzuweisen, was übrigens bei den mit Flemmings Safranin gefärbten Schnitten weit besser gelingt als bei den mit Hämatoxylin behandelten. Die besten Bilder boten hauptsächlich auch für die Beteiligung des venösen Gefäßsystems an der Glomerulusbildung Präparate aus den ersten Stunden des vierten Tages, da diese Embryonen nacheinander alle Stadien der Entwicklung aufweisen.

Es mag die Beschreibung mit dem zweiten Abschnitte der Urniere beginnen. Die Kanalanlagen dieser Gegend stellen z. B. bei einem Embryo von 2 Tagen 15 Stunden, also vor der ersten Anlage des Glomerulus (vgl. Fig. 6, Taf. XI) an vielen Stellen bläschenförmige Gebilde mit oft recht weitem Lumen dar.

Die Notwendigkeit, aus dergleichen Bildern zu folgern, dass hier ein erweitertes abgeschnürtes Leibeshöhlendivertikel vorliegt, wie z. B. Renson es tut, will mir nicht recht einleuchten, da bei den sekundären Malpighischen Körperchen des dritten Abschnittes, die sich aus dem nephrogenen Gewebsstrang heraus differenzieren, ohne dass dort von einem solchen ursprünglichen Coelomteil gesprochen werden kann, genau derselbe Vorgang, unter Umständen noch viel deutlicher (vgl. S. 218) sich wiederholt.

Die laterale Wand der erwähnten Epithelbläschen ist stellenweise verdickt und treibt einen soliden Fortsatz gegen den nahegelegenen Wolffschen Gang, der auch seinerseits mit einem Spross dem Kanälchen entgegenwächst; eine Kommunikation der beiden Hohlräume findet um die Zeit in der Regel noch nicht statt. Die oft recht beträchtliche Höhlung derartiger Kanalanlagen dehnt sich in der Regel über 5—6 Schnitte aus, und die Wände, durch die sich diese Anlagen gegeneinander abgrenzen, sind oft so schmal, dass es manchmal nicht gelingt, zu bestimmen, welche Zellen dem ersten und welche dem folgenden Kanälchen angehören. Während sehr häufig vor Entstehung des Vas afferens sich nicht angeben lässt, an welcher Stelle des Harnkanälchens das Malpighische

Körperchen zur Ausbildung kommt, ist in anderen Fällen die Umwandlung der Kanälchenwand zur Bowmanschen Kapsel das Primäre. Es lässt sich in diesen Fällen kein Einfluss oder Reiz durch benachbartes Gewebe feststellen; höchstens da, wo die erste Anlage dorsal unmittelbar bis an die Vena cardinalis anstiess, könnte man annehmen, dass hier die Gefässausbuchtung die Einbuchtung des Harnkanälchens verursacht hätte, doch halte ich auch das für unwahrscheinlich.

Diese Unregelmässigkeit bei der Bildung des Malpighischen Körperchens ist mir der beste Beweis dafür, dass das, was Toldt (56) und besonders Golgi (12) so für die menschliche Niere betont haben, nämlich der Parallelismus der Veränderungen des Gefäßsystems und der Harnkanälchenwand bei der Bildung des Malpighischen Körperchen, in vollem Maße auch für die Urniere des Hühnchens gilt.

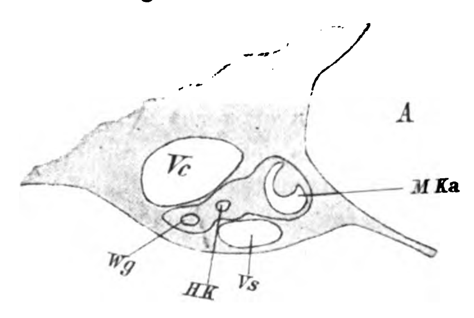


Fig. 12.

Abbildung eines Schnittes von einem 2 Tage 15 Stunden alten Embryo. Leitz: Oc. 0, Obj. 5, Tub.-L. 140 mm.
Bildung der primitiven Bowmanschen Kapsel.
A = Aorta, HK = Harnkanälchen der Urniere, MKa = erste Anlage zur Bildung eines Malpighischen Körperchens, Vc = Kardinalvene, Vs = Subkardinalvene, Wg = Wolffscher Gang.

Textfig. 12 zeigt an einem Harnkanälchen von einem 2 Tage 15 Stunden alten Embryo schon deutlich die Stelle des späteren Malpighischen Körperchens. Diese knopfartige Einstülpung oder rinnenartige Einbuchtung, die derartige Kanalanlagen zeigen, ist in den jungen Stadien stets auf der dorsalen Seite gelegen, sodass die primäre Öffnung nach der Kardinalvene hin gerichtet ist. Auffallend ist, wie deutlich in dieser Zeit schon der Bowmansche Kapselraum vorhanden ist. Aus dem dorsalen Teil der ge-

schilderten eingestülpten oder eingebuchteten Ballen von Epithelialzellen sollen nach der Meinung mancher Autoren (vgl. Bornhaupt) die Blutkörperchen aus endothelialen Auskleidungen der Glomerulargefässe entstehen, bevor eine Verbindung mit der Aorta und den beiden Venen der Urniere, Subkardinal- und Kardinalvene, sich herstellt. Auf diesen Punkt hin habe ich sehr viele Schnitte aus den verschiedensten Bebrütungs-Stunden genau untersucht, habe aber keinen sicheren Fall finden können, wo in einer derartigen Einstülpung ein Gefässlumen oder ein deutliches Blutkörperchen lag, ohne dass ein Zusammenhang mit dem Gefässnetz der Urniere nachzuweisen war.

Die Entstehung der Vasa afferentia ist bei allen Harnkanälchen dieses zweiten Abschnittes der Urniere im Prinzip dieselbe, sie nehmen nämlich, wie schon erwähnt, sämtlich von der Aorta her ihren Ursprung.

Im einzelnen lassen sich zwei Hauptformen unterscheiden. Nach welchem Modus die Entwicklung in einzelnen Falle sich vollzieht, hängt ab von dem Entwicklungszustand des Harnkanälchens in dem Augenblick, wo die Aorta Ende des dritten, Anfang des vierten Bebrütungstages ihren Spross, die Art. nephridica, wie Nussbaum sie benannt, gegen die Urnierenanlage treibt (vgl. Fig. 8—10, An u. As, Taf. XII). Es macht nämlich der Teil des Harnkanälchens, der später zum Malpighischen Körperchen wird, in den Fällen, in welchen eine solche Einbuchtung oder Knopfbildung vorhanden ist, eine Drehung von dorsal nach medial, stellenweise bedingt, wie es scheint, durch ein stärkeres Wachstum in dem dorsolateralen Abschnitt der Anlage. Die Art. nephridica kann nun zur Entwicklung kommen, ehe diese Drehung eingetreten ist oder erst nachher.

Im ersteren Falle verläuft der Urnierenast der Aorta blindendigend geradenwegs gegen die präformierte Stelle der Kanalanlage, die dann meist sehr nahe an die Aorta herangedrückt ist, und wird so unmittelbar zum zuführenden Gefässe (z. B. in Textfig. 11).

Bei den Kanälchen, bei denen die Einbuchtungsstelle noch gar nicht deutlich angelegt war oder die erwähnte Drehung noch nicht ausgeführt hatte, geht die Entwicklung des zuführenden Gefässes in der Weise vor sich, dass die Art. nephridica zwischen zwei Kanalanlagen oder dorsal von ihnen verläuft (vgl. Fig. 8,

Taf. XII) und in die Schenkel einer der erwähnten lateralen oder medialen Anastomosen zwischen Kardinal- und Subkardinalvene einmündet (vgl. Fig. 7 u. 8, Taf. XI u. XII), in sehr seltenen Fällen vielleicht auch in die erste direkt.

Da in diesen Fällen von einem Malpighischen Körperchen noch gar nicht gesprochen werden kann, ist also das Vas afferens hier die primäre Bildung.

Diese wichtige Tatsache hat vor zwei Jahren zum erstenmale Nussbaum festgestellt. In den Berichten der Lütticher Anatomenversammlung, auf der er davon Mitteilung machte, heisst es an der betreffenden Stelle:

„Die Aorta gibt an jedes Kanälchen der Urniere eine Arterie ab, bevor der Glomerulus sich entwickelt. Die Kapillaren des Glomerulus sind Sprossungen des am weitesten medial gelegenen Abschnittes dieser Arterien. Erst an 3 Tage 15 Stunden alten Embryonen traf ich in der Höhe der Flügelanlagen Glomeruli, während anal dazu wohl schon Kanalanlagen und wie bei 3 Tage 4 Stunden alten Embryonen an den oralen Kanälchen schon Arterien ohne Glomeruli vorhanden waren“ (43, S. 70).

Eine autochtone Entstehung des Gefässknäuels ist damit natürlich unvereinbar.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung buchtet sich nun die Art. nephridica an der dorsalwärts gerichteten Einstülpungsstelle der Kanälchenanlage aus und treibt einen Spross hinein (vgl. Fig. 8, Taf. XII, Sp.). Da unter dem Reize dieses Gefässastes die Epithelialzellen mehr und mehr zurückweichen und sich abzuplatten anfangen, während zu gleicher Zeit die erwähnte Drehung medialwärts erfolgt, geht nun mehr und mehr alles Blut in den zu einem säckchenförmigen Gebilde erweiterten Seitenspross der Art. nephridica, sodass das Verbindungsstück mit der Vene enger wird und schliesslich als Vas afferens funktioniert. Wir haben also hier die interessante Tatsache, dass eine ursprünglich arterielle Gefäßstrecke venöses Blut führt; allerdings ist bei so jungen Tieren ein Unterschied in der Wandung zwischen Venenästen und Arterienästen noch nicht vorhanden, da beide nur einen Wandbelag von Endothelzellen besitzen. Das Endergebnis dieser Bildungen ist in allen Fällen dasselbe und wird in der zweiten Hälfte des vierten Bebrütungstages erreicht. Es entsteht ein

primitives Malpighisches Körperchen mit einer Bowmanschen Kapsel, deren Epithelien schon mehr oder weniger abgeflacht sind, und einem kurzen, meist sackförmig der Aorta aufsitzenden Vas afferens.

Diese jungen Anlagen sind meist sehr voluminöse Gebilde, und je weiter kranial, desto mehr sind sie auf Kosten des eigentlichen Kanalstücks gewachsen. Die grossen Malpighischen Körperchen hängen dort nur an einem ganz kurzen Kanälchenstiel, und es ist gar keine Seltenheit, wenn man Bilder findet, wo offenbar durch den grossen Druck in der Aorta und die gewaltige Ausdehnung der Anlage das Malpighische Körperchen sowie sein Verbindungsstück mit dem Wolffschen Gange geradezu in diesen hineingestülpt ist (vgl. Fig. 11, Taf. XIII).

Interessant und von grosser Wichtigkeit für die weitere Entwicklung der Malpighischen Körperchen ist ihre venöse Gefässversorgung, sie besitzen nämlich fast sämtlich zwei oder mehr Vasa efferentia (vgl. Fig. 10 u. 12, Taf. XII, Ve). Vielfach sind die kleinen, zahlreichen, venösen Gefässe, die diese Funktion erhalten, schon früher angelegt wie die Art. nephridicae; dies gilt vor allem für die sogenannten medialen Anastomosen (vgl. Textfig. 10, mA), die durch Zusammenwachsen von je einem Spross der Kardinal- und der Subkardinalvene entstehen und die Urnierenanlage medial umgreifen. Wo schon die Verschmelzung der Äste eingetreten ist, wie bei dem ersten Entstehungsmodus (vgl. S. 183), mündet die Art. nephridica in sie ein, stülpt aber dann die laterale Wand der venösen Verbindung vor sich her und tritt so als Vas afferens an die Kanalanlage heran. Fig. 10, Taf. XII zeigt das Endergebnis sehr gut. Abgesehen von den beiden Schenkeln der medialen Anastomosen werden die Vasa efferentia durch Sprosse der Kardinal- oder Subkardinalvenen dargestellt; der Ursprung des Vas efferens aus einer lateralen Anastomose (vgl. auch Fig. 10) ist schon erwähnt. Auch hier erreicht schliesslich der Organismus den gleichen Zustand auf verschiedene Art.

In der Folgezeit nehmen die Malpighischen Körperchen sehr rasch an Grösse zu. Gleichzeitig dehnt sich auch das arterielle Blutsäckchen, die erste Anlage des Glomerulus, nicht nur nach lateral sondern auch nach oben und unten hin aus. So grenzt bald ein Glomerulus an den andern, meist nur durch eine schmale Brücke von Epithelzellen der parietalen Kapselwand getrennt, oft

schwindet auch diese[1]) und dann geht der Kapselraum eines Malpighischen Körperchens in den des folgenden über[2]), und so können drei und mehr Kapseln zu einer einzigen grossen verschmelzen. Es kommt also zu Glomusbildungen analog denen, wie sie in ähnlicher Form schon seit längerer Zeit für die Vorniere bekannt sind.

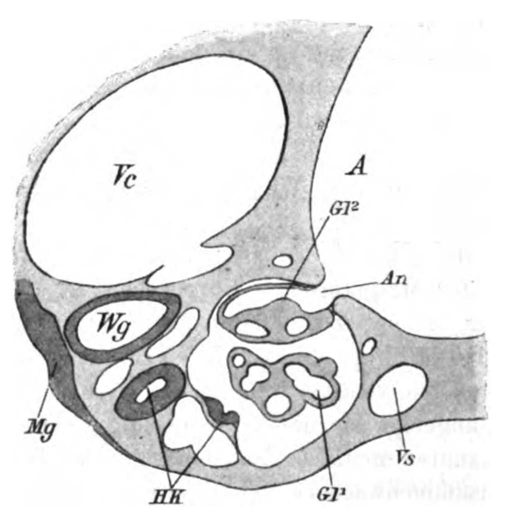


Fig. 13.

Abbildung eines Schnittes aus dem Genitalteil eines 4 Tage 5 Stunden alten Embryos. Leitz: Ok. 0, Obj. 2, Tub.-L. 140 mm.

A = Aorta, An = Art. nephridica (Vas afferens), Gl¹ = oberer Gefässknäuel, Gl² = unterer Gefässknäuel, HK = Harnkanälchen, Mg = erste Anlage zum Müllerschen Gang, Vc = hintere Kardinalvene, Vs = Subkardinalvene, Wg = Wolffscher Gang.

Diese Glomi finden sich hauptsächlich in den ersten zwei Dritteln des zweiten Abschnittes der Urniere, des sogenannten Genitalteils, und sind dort die Regel (vgl. z. B. Modell I, Fig. 15, Taf. XIII). Im letzten Drittel sind sie nicht mehr so häufig.

[1]) Vielleicht stellt Fig. 18a—d, Taf. XIV die Reste einer solchen vor, doch ist auch eine andere Erklärung möglich und wohl wahrscheinlicher (vgl. S. 213).

[2]) In einem Falle sah ich auch bei einem Embryo von 3 Tagen 14 Stunden ein Glomerulussäckchen mit dem anderen kommunizieren. Da ich später solche Bilder nie mehr sah, halte ich für möglich, dass es sich hier nur um einen künstlichen Einriss handelte.

Das Resultat dieser Verschmelzungsprozesse ist am deutlichsten in den ersten Stunden des fünften Tages zu sehen. So fand ich bei einem Tiere von 4 Tagen 5 Stunden einen Glomus, der über einen halben mm (58 Schnitte zu 10 μ Dicke) lang war. Er hatte vier Vasa afferentia und öffnete sich in vier primäre Harnkanälchen, danach scheint es, dass er durch Verschmelzung von vier ursprünglich isolierten Anlagen zustande gekommen war (vgl. auch die Tabelle auf S. 199).

Da die Gefässknäuels zum Teil aneinander vorbei in die Länge wachsen und so vielfach nebeneinander liegen (vgl. Textfig. 13, Gl^1 u. Gl^2), lässt sich oft auch nicht mehr genau angeben, wo die ursprünglichen Grenzen der zwei Kapselräume verliefen.

Gleichzeitig mit dieser merkwürdigen Umwandlung im Gebiet der Kapselräume ist aus dem ursprünglichen arteriellen Säckchen nun ein wohl entwickelter Gefässknäuel geworden. Der erste Schritt hierzu ist die Kammerbildung, bei der offenbar der epitheliale Überzug des Glomerulus die Hauptrolle zu spielen scheint; es wächst nämlich zuerst eine meist ziemlich dicke Scheidewand ein und teilt so das Säckchen in zwei Teile, die noch in Verbindung bleiben (vgl. Fig. 12 u. 13). Durch ähnliche Kammerung wird schliesslich das ganze Säckchen abgeteilt, und so entsteht der sehr bald schon kaum mehr entwirrbare Gefässknäuel. Den gröberen Einschnürungsstellen folgt das schon ganz platt gewordene Harnkanälchenepithel, während mehr im Inneren die Endothelien allein an der Bildung der sich aneinander entgegenwachsenden Scheidewände beteiligt sind (vgl. das Anfangsstadium in Fig. 13, Taf. XIII). Auf der Höhe der Entwicklung besteht ein solcher Glomerulus meist aus einem mehrlappigen Gebilde. Diese Lappung ist oft so stark entwickelt, dass die einzelne Teile, meist sind es zwei, ziemlich selbständig sind und nur an der Eintrittsstelle des Vas afferens, wie an einem kurzen gemeinsamen Stile in inniger Verbindung stehen; es scheint die erste tiefgehende Kammerung von grosser Bedeutung für die mehr selbständige Entwicklung der einzelnen Glomerulusteile zu sein. Bezüglich des Verhaltens der Vasa efferentia konnte ich für verschiedene Malpighische Körperchen feststellen, dass die einzelnen Lappen ihre eigenen abführenden Gefässe haben, die bald in Kardinal- oder Subkardinalvene direkt oder indirekt durch die Queranastomosen einmünden. Dieser Befund war zu erwarten,

da ja schon bei der ersten Anlage das arterielle Säckchen mehrere, oft bis zu vier bis fünf venöse Verbindungen zeigte. Diese etwas eigentümlichen Verhältnisse sind von grösster Bedeutung für die Entstehung der sekundären Malpighischen Körperchen.

Doch muss, ehe zu deren Schilderung übergegangen wird, noch der Entwicklungsprozess für den Glomerulus in dem dritten Abschnitte der Urniere beschrieben werden. Eine scharfe Grenze zwischen beiden Abschnitten lässt sich nicht ziehen, dafür sind zu viel Übergangsstadien vorhanden.

Wie schon erwähnt, entstehen in dieser Gegend die Kanälchen aus dem nephrogenen Gewebsstrang. Derartige voluminöse Malpighische Körperchen wie in dem kranialen Teil der Organe kommen hier nicht zur Entwicklung, es mag dies daher kommen, dass hier die primären Kanälchen den Mutterboden nicht ganz aufbrauchen.

Die ersten Stadien in der Glomerulusentwicklung zeigen viel Ähnlichkeit mit den analogen Prozessen in den vorderen Abschnitten. Auch hier kann es, aber es geschieht dies sehr viel seltener, zu primären Einbuchtungen der Kanälchenwand an der Stelle des späteren Malpighischen Körperchens kommen.

Überhaupt entsteht hier der Kapselraum erst später wie vorn, auch ist das Epithel zuerst viel höher und voluminöser, und die Abflachung tritt erst später ein.

Die Entstehung des Gefäßsystems des Malpighischen Körperchens in den kaudalen Segmenten setzt etwas später ein und ist etwas einfacher wie vorn.

Wichtig ist, dass auch hier von einer autochtonen Entstehung des Glomerulus nicht die Rede sein kann.

Die Aorta schickt auch hier wie vorn Art. nephridicae in die Urnierenanlage hinein. An der Stelle des späteren Malpighischen Körperchens ist dann oft schon eine Einbuchtung vorhanden, oder das Gefäss ist primär und gibt den Anstoss zur Faltung oder beide Vorgänge verlaufen parallel, was wohl das wahrscheinlichste ist. Welcher Modus in dem gegebenen Falle vorliegt, ist wohl selten mit Bestimmtheit zu sagen. Da in den kaudalen Segmenten die Kanalanlagen ziemlich weit von der Aorta entfernt liegen, sind hier die Art. nephridicae langgestreckte Gefässe, wie Fig. 14, Taf. XIII das zeigt, die zugleich ein Beispiel dafür ist, wie früh schon das Vas afferens vorhanden ist. Auch hier lässt sich übrigens in

vielen Fällen eine Einmündung der Art. nephridicae in die laterale Venenanastomose konstatieren, einmal auch in die Subkardinalvene, aber im ganzen ist ein derartiger Verlauf sehr viel seltener wie vorn.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung dreht sich die Einbuchtungsstelle von dorsal nach medial, und die ganze Anlage rückt der Aorta näher. Inzwischen sind dann auch die Verbindungen mit dem venösen Gefäßsystem eingetreten; der einzige Unterschied gegen vorn besteht darin, dass jeder Glomerulus nur ein Vas efferens besitzt, abgesehen von dem Übergangsgebiet, das manchmal bis in das 22. Segment sich erstrecken kann.

Bald tritt dann auch die Kammerung des arteriellen Säckchens durch Scheidewandbildungen ein, sodass schliesslich in den letzten Stunden des vierten Tages auch der dritte Abschnitt der Urniere ziemlich weit entwickelte Malpighische Körperchen zeigt, aber eine derartige Grösse oder Lappenbildung wie im Genitalteil erreichen sie nie auch nur annähernd. Auch bleibt, abgesehen wieder von dem Übergangsgebiet, in dem noch vereinzelt Glomusbildungen vorkommen können, jedes Malpighische Körperchen deutlich von dem folgenden abgegrenzt. Zu jedem Glomerulus gehört hier nur ein Harnkanälchen, ein Vas afferens und ein Vas efferens.

Die vorher beschriebene, merkwürdige Glomusbildung in der Urniere, die ich nicht nur etwa bei einem, sondern bei allen Embryonen aus der zweiten Hälfte des vierten und der ersten Hälfte des fünften Bebrütungstages beobachtet habe, steht meines Wissens bei den höheren Wirbeltieren als Unikum da.

So viel ich weiss, ist bisher nur bei Petromyzonten ein Urnierenglomus sicher bekannt. Hier wurde er 1876 von Fr. Meyer (33) entdeckt. Dieser fand bei einem erwachsenen Tier einen einzigen 9 cm langen und 25 mm breiten Glomus, von dem nach allen Richtungen hin Kanälchen abgingen. Die Verschmelzung betraf nur die Gefässknäuel. In der letzten Zeit hat sich besonders Wheeler (59) eingehend mit der Entstehung des Glomus befasst. Da ursprünglich mehrere getrennte Glomeruli, den Harnkanälchen an Zahl entsprechend vorhanden waren, muss der Glomus notwendig durch Verschmelzung der ursprünglichen Gefässknäuel entstanden sein. Übrigens scheint nach Fürbringer (9) dabei nicht notwendig immer nur ein Glomus gebildet

zu werden, sondern auch mehrere. Wie diese Vereinigung sich vollzieht, ist noch unbekannt.

Der Unterschied zwischen der Glomusbildung der Petromyzontenurniere und der beim Hühnchen ist aber so gross, dass an verwandte Bildungen nicht gedacht werden kann, denn abgesehen von allem anderen betrifft der Verschmelzungsprozess bei Petromyzon ausschliesslich die Gefäßschlingen, dagegen beim Hühnchen die Bowmansche Hohlräume und wohl nur äusserst selten ausser diesen noch die Glomeruli.

Mehr Ähnlichkeit hat der Urnierenglomus des Hühnchens noch mit der Entstehungsart der Glomeruli, wie Wiedersheim (60) sie für die Urniere bei Schildkröten und Krokodilen annimmt. Er vermutet, dass (ursprünglich) bei den Urreptilien ein grosser Vornierenglomus sich durch das ganze Coelom hindurch erstreckte. Im Laufe der Entwicklung soll dann der hintere Teil dieses Glomus von der Bauchhöhle abgetrennt sein und in die einzelnen Glomeruli der Übergangszone von Vorniere und Urniere und der eigentlichen Urniere durch Einwachsen von Scheidewänden zerfallen. Es handelt sich hierbei lediglich um theoretische Vorstellungen. Das ihnen zu Grunde gelegte Tatsachenmaterial ist recht spärlich und durchaus nicht beweisend. Es fehlt auch jede Detailbeschreibung des Zerfalls des ursprünglichen Glomus; und die allerjüngsten Stadien hat Wiedersheim überhaupt nicht untersucht. Tatsächlich hat er im Bereich der Urniere auch gar keine „innere" Glomi mehr gefunden.

Ich glaube kaum, dass man die Urnierenglomi des Hühnchens als Analoga dieses hypothetischen Urnierenglomus der Reptilien betrachten darf. Für eine sekundäre Abschnürung von der Leibeshöhle spricht mir, wie schon oben erwähnt, nichts. Für entscheidend halte ich die grundsätzlich andere Entstehungsart beider Gebilde. Bei den Reptilien soll der Glomus das primäre sein und dann zerfallen, während er beim Hühnchen erst sekundär durch Verschmelzung ursprünglich selbständiger Einzelanlagen entsteht. Später werden allerdings auch die Hühnchenglomi wieder in Einzelstücke zerteilt, wie im nächsten Abschnitt beschrieben werden soll.

Meiner Meinung nach haben wir es bei diesen Gebilden überhaupt nicht mit phylogenetisch wichtigen Dingen zu tun. Für das Wachstum der Glomeruli sind offenbar die Kapselscheidewände

hinderliche Schranken. In dem Augenblicke, wo sie fallen, ist der Entwicklung ein neues Feld geöffnet; wie die Gefässschlingen es in Anspruch nehmen, habe ich schon oben (vgl. S. 187) erwähnt. Es verfährt der Körper offenbar auch hier nach dem allgemeinen Gesetz, den kleinsten Raum möglichst vollkommen auszunutzen. Tatsächlich wird eben durch das Verschwinden vieler Scheidewände und die dadurch ermöglichte Ausdehnung die sekretorische Oberfläche der Gefässknäuel ausserordentlich vergrössert.

Die Entstehung der nachgebildeten Kanälchen und Malpighischen Körperchen der Urniere.

Die Frage nach der Entstehung der nachgebildeten Malpighischen Körperchen ist unzertrennbar von der nach der Entwicklung der nachgebildeten Kanalanlagen. Während wir über den letzteren Punkt ziemlich viele, allerdings sehr widersprechende Angaben besitzen[1]), ist unsere Kenntnis des ersteren Vorgangs in vielen Punkten über mehr oder weniger bestimmt ausgesprochene Vermutungen noch nicht hinausgekommen. Ganz besonders gilt das für die Fische, wo die Entstehung der sekundären Anlagen fast überall noch in tiefes Dunkel gehüllt ist (vgl. 8). Drum muss im folgenden von dieser Wirbeltierklasse abgesehen werden. Bei einem solchen Stande unserer Erkenntnis verlohnt es sich daher wohl, diese Vorgänge beim Hühnchen näher zu untersuchen.

Zuerst mag jedoch kurz über die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen in dieser Richtung berichtet werden. Es sind im Laufe der letzten Jahrzente der Hauptsache nach fünf verschiedene Ansichten über die Entstehung der nachgebildeten Anlagen ausgesprochen worden. Davon haben zwei, die von Waldeyer und Fürbringer, heute wohl nur noch historisches Interesse, da sie keine Anhänger gefunden haben; auch glaube ich kaum, dass ihre Autoren heute selbst noch daran festhalten.

Waldeyer (58) glaubte, dass nicht nur die primären, sondern auch die sekundären Kanälchen durch Sprossung aus

[1]) Mit vollem Recht sagt daher O. Hertwig in der letzten Auflage seines Lehrbuches der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere auf S. 408: „Über die Anlage der sekundären und tertiären Urnierenkanälchen scheinen mir, zumal für die höheren Wirbeltiere, noch eingehendere Untersuchungen wünschenswert zu sein.“

dem Wolffschen Gange hervorwüchsen. Diese Auffassung ist in dieser allgemeinen Form heute unhaltbar. Dass sie aber doch etwas Richtiges enthält, soll später gezeigt werden (vgl. S. 206).

Fürbringer (9) nahm für die Vögel an, dass zur Bildung der sekundären Kanälchen das Pleuroperitonealepithel sich von neuem einstülpe, abschnüre und in Kanalanlagen umwandele. Zeichnungen fehlen. Ähnliches fand er beim Salamander, konnte aber die Abstammung dieser sogenannten „sekundären Urnierenstränge" vom Coelomepithel hier nicht mehr nachweisen. Diese Ansicht ist heute völlig verlassen worden. Es ist schon von vornherein sehr unwahrscheinlich, dass der definitiv abgetrennte Mutterboden noch einmal neue Elemente von aussen erhalten sollte, und tatsächlich hat auch keiner der späteren Untersucher es bestätigen können. Wie Fürbringer zu seiner Meinung kam, wurde mir verständlich, als ich im Laufe meiner Untersuchungen zweimal auf Bilder stiess, wo ich zuerst den Eindruck hatte, dass hier ein Zusammenhang zwischen sekundären Kanälchen und Coelomepithel bestände, ja in dem einen Falle sah es so aus, als ob die Lichtung des Coelom eine kurze Strecke weit in die Kanalanlage sich fortsetzte. Aber in beiden Fällen ergab ein eingehendes Studium, dass es sich um einen Kanalabschnitt handelte, der durch eine breite laterale Venen-Anastomose gegen das Coelomepithel gedrängt war.

Eine dritte Ansicht über die Entstehung der sekundären Urnierenkanälchen wurde von der Würzburger Schule, Spengel (55) und Braun, aufgestellt. Der erstere Autor vermutete, dass die sekundären Trichter, Harnkanälchen und Malpighischen Körperchen bei den Amphibien entweder durch erneute Einstülpung des Coelomepithels oder durch Teilung der primären entstanden, vermochte aber keine näheren Angaben zu machen. Goette (11) berichtete in demselben Jahre, dass bei der Unke jedes sich entwickelnde Urnierenkanälchen in einen ganzen Haufen sekundärer sich auflöse, die sich teilweise abtrennen und dann selbständig weiterentwickeln.

Braun (5) schloss für Reptilien die erste von Spengel aufgeführte Möglichkeit aus und hielt den zweiten Vorgang für den warscheinlichsten. Zum Beweis führt er S. 144 an, dass er „oft genug sehr langgestreckte Malpighische Körperchen, fernerhin auch solche, in denen der Glomerulus in zwei Hälften zerfiel,

und selbst die Kapsel, der Teilung der Glomeruli entsprechend, eine seichte Furche zeigte," beobachten konnte. Wie weit der Spaltungsprozess in die primären Segmentalkanälchen hinein ging, vermochte er nicht anzugeben. Leider fehlen auch hier wieder Zeichnungen.

Ähnlich wie Braun bei Reptilien dachte sich Sedgwick (51, 53) die Entstehung der sekundären Malpighischen Körperchen bei den Vögeln. Ein primärer Glomerulus soll hier auf unbekannte Art in einen dorsalen und ventralen gespalten werden. Zur Veranschaulichung dieses vermuteten Vorganges verweist er (53) auf zwei Figuren (Fig. 24 auf Taf. XXVI und Holzschnitt auf S. 465), die jedoch aus ganz verschiedenen Abschnitten der Urniere stammen und, da dort, wie später beschrieben wird, die Entwicklung ganz verschieden verläuft, unmöglich miteinander verglichen werden können. Die erste stellt einen Schnitt aus dem zweiten Teil der Urniere dar, wo ein grosses Malpighisches Körperchen (analog wie Fig. 11, Taf. XIII dieser Arbeit) in den Wolffschen Gang eingestülpt ist, während das andere aus dem dritten Abschnitt stammt. Eine gewisse Ähnlichkeit ist unverkennbar, aber sie ist nur zufällig. Bezüglich der Entstehung der nachgebildeten Kanalanlagen nimmt Sedgwick einen anderen Standpunkt ein als Spengel und Braun, wie weiter unten gezeigt wird.

Zu ähnlichen Resultaten wie Braun und Sedgwick kam Hoffmann (24, 25) für die Reptilien. Auch er nahm Teilung an, diese soll aber nur auf das primäre Malpighische Körperchen beschränkt bleiben, während das sekundäre Kanälchen von der Bowmanschen Kapsel eines primären Bläschens seinen Ausgang nehmen soll. Durch Wucherung des Kapselepithels soll es nämlich zur Bildung eines blindgeschlossenen Röhrchens kommen, das dem Wolffschen Gange dann entgegenwächst und schliesslich in ihn durchbricht. In genau derselben Weise sollen sich von den sekundären Malpighischen Körperchen die tertiären Anlagen ableiten

Eine Bestätigung dieser Befunde steht noch aus. Übrigens drücken sich sowohl Hoffmann wie Braun und Spengel äusserst vorsichtig bei der Mitteilung ihrer Befunde aus und halten eine Nachprüfung der sehr komplizierten Verhältnisse für dringend erwünscht.

Während die eben erwähnte Gruppe von Autoren die sekundären Gebilde durch Teilung aus den primären hervorgehen lässt, soll es sich nach der Ansicht von Renson (bei Vögeln und Kaninchen), Hoffmann (bei Amphibien), Nagel und Kollmann (beim Menschen) und Mac-Callum (beim Schwein) um einen Sprossungsvorgang handeln.

Renson (47, 48) sah beim Kaninchen das primäre Kanälchen Sprossen treiben, und zwar an der Stelle, an der später der sekundäre Glomerulus erscheint. Er (47) erläutert diesen Vorgang durch die Fig. 15 auf Taf. III, geht aber nicht genauer auf die ganze Frage ein.[1])

Hoffmann (23) kam bezüglich der nachgebildeten Kanäle bei den Amphibien zu keinem befriedigenden Resultate, doch vermutet er, dass die sekundären Malpighischen Körperchen, vielleicht auch die zugehörigen Kanälchen durch Sprossung der primären entstanden seien. Er gibt zur Erklärung 2 Abbildungen (Fig. 103 und 104), wo von einer Sprossung eigentlich nicht geredet werden kann, sie können mindestens ebenso gut als Belege für die vorher erwähnte Braunsche Auffassung verwandt werden.

Nagel (38) vermutet auch beim Menschen eine Vermehrung der sekundären Harnkanälchen durch Sprossung aus den primären, da er wohl eine Vermehrung, aber keine selbständige Entstehung sekundärer Anlagen nachweisen konnte. Diese Vermutung wurde zur Gewissheit erhoben durch Kollmann (29), dem es gelang, durch Rekonstruktion eine blindsackartige Ausstülpung eines primären Kanälchens festzustellen.

Mac-Callum (32) injizierte beim Schwein auf der Höhe der Entwicklung der Urniere die Harnkanälchen und stellte so fest, dass sie sich vor dem Eintritt in ein Malpighisches Körper- oft gabeln und dass so ein Urnierenkanälchen mit zwei oder mehreren Glomeruli in Verbindung treten kann. Leider gibt er nicht an, in welchem Teil der Urniere er diese Beobachtungen machte. Auch über das Gefäßsystem der Urniere finden sich einige interessante Mitteilungen bei ihm. So fand er, dass ein

[1]) Leider konnte ich mir die ausführliche Arbeit Rensons (47) nicht verschaffen; der kurze Auszug im Archiv für mikroskp. Anatomie ist ohne Abbildungen. Ich zitiere daher nach v. Mihalkovics (34) und Janosik (28).

Ast der Aorta oft mehrere Glomeruli versorgen kann, während manchmal ein Glomerulus auch mehrere Vasa afferentia von einer Urnierenarterie erhalten kann. (vgl. die sehr instruktive Fig. 12 auf S. 256). Im übrigen begnügt er sich mit der Angabe dieser Befunde, ohne zu versuchen den Entwicklungsgang im einzeln festzustellen oder zu deuten.

Die 5. und letzte hier zu erwähnende Anschauung zählt gegenwärtig weitaus die meisten Anhänger und ist fast allgemein für die höheren Wirbeltierklassen mit Ausnahme der Säugetiere, über die wir noch zu wenig unterrichtet sind, als die allein richtige anerkannt. Sie besagt der Hauptsache nach, dass die sekundären Anlagen unabhängig von den primären aus einem beiden gemeinsamen Mutterboden, der zur Bildung der primären nicht völlig aufgebraucht wurde, sich herausdifferenzieren und sekundär mit dem Wolffschen Gangen oder anderen Kanälchen sich in Verbindung setzen. Diese Auffassung ist älter wie die anderen.

Der erste Autor, der von einer selbständigen Anlage der nachgebildeten Kanälchen und Malpighischen Körperchen spricht, ist Bornhaupt (7). Er fand, dass beim Hühnchen zu einer Zeit, in der die primären Kanalanlagen noch nicht sämtlich mit dem Wolffschen Gange in Verbindung getreten waren, über den zuerst entstandenen Hohlzylindern neue solide rundliche Körperchen erscheinen, sodass man am fünften Tage auf Quer- und Längsschnitten in den beiden hinteren Dritteln des Wolffschen Körpers mehrere übereinander gelegenene Gebilde antrifft, die sich in den verschiedensten Entwicklungsstadien befinden, und von denen die unteren in ihrer Entwicklung meist weiter fortgeschritten sind wie die oberen. Die Frage nach der sekundären Verbindung mit dem Wolffschen Gange oder den primären Kanälchen musste Bornhaupt offen lassen.

Die hier im Keim enthaltene Theorie ist Anfang der achtziger Jahre zuerst von Sedgwick und Balfour deutlich ausgesprochen und entwickelt worden.

1880 stellte Sedgwick (51) fest: „the secondary tubule always arises in close proximity, apparently from a blastema continuous with a part of that from which the primary tubule arose.“ Während nach dieser etwas unklaren Angabe eine Beteiligung der primären Anlage bei der Bildung der sekundären

nicht völlig ausgeschlossen ist,[1]) sprach dann im folgenden Jahre Balfour (3) ganz unzweideutig aus, dass primäre und nachgebildete Anlagen völlig unabhängig voneinander aus demselben Mutterboden, der intermediären Zellmasse (dem Urnierenblastem oder nephrogenen Gewebsstrange der späteren Autoren), sich herausdifferenzieren und in den Wolffschen Gang getrennt einmünden.

v. Mihalkovics (34) beschäftigt sich in seiner grossen Arbeit in der Internationalen Monatsschrift sehr eingehend mit der Frage nach der Bildung der sekundären Kanalanlagen, besonders bei Vögeln. Nachdem er der Reihe nach mit Entschiedenheit die Ansichten von Fürbringer, Braun und Renson als irrig abgelehnt hat, spricht er sich für die Bornhaupt-Balfoursche Auffassung aus und sucht sie durch neues Beobachtungsmaterial zu stützen und auch auf Reptilien und Säugetiere (Schaf) auszudehnen. Auch Janosik (28) steht auf diesem Standpunkte und hat dies vor allem für die Vögel dargetan, Gregory (14) für Reptilien.

Vor drei Jahren hat nochmals Schreiner (50) in seiner grossen, sorgfältigen Arbeit über die „Entwicklung der Amniotenniere" die Entstehung der nachgebildeten Urnierenkanälchen aus dem nephrogenen Gewebsstrang eingehend beschrieben. Er konnte auch eine starke Beteiligung des Wolffschen Ganges bei diesen Anlagen feststellen. Dieser stülpt sich nämlich in dorsomedialer Richtung aus, und es entstehen so taschenförmige Aussackungen (S. 53), welche sich an ihren peripherischen Enden oft teilen und offenbar Sammelrohre für das Sekret mehrerer Kanälchen darstellen. (Vgl. Textfig. 4, 9, 11, und Fig. 46 in Schreiners Arbeit).

Dass derselbe Entstehungsmodus auch für die Amphibien gilt, haben die ausgezeichneten, eingehenden Untersuchungen von Brauer (4) bei Gymnophionen gelehrt. Hier entstehen nachgebildete Kanälchen im Bereiche der ganzen Urniere aus Divertikeln der Ursegmentstiele. Da die Bowmansche Kapsel aus der medialen Wand der letzteren hervorgeht, stellte sich die

[1]) Mihalkovics (34) nimmt danach sogar an, dass Sedgwick die neuen Kanälchen von einem Auswachsen aus den schon vorhandenen ableitet. (S. 82)

sekundäre Anlage zunächst als Ansatzstück eines primären Malpighischen Körperchens dar, schnürt sich dann aber von ihr ab und entwickelt sich selbständig zu Kanälchen und Malpighischem Körperchen weiter.

Wenn wir diese verschiedenen, kurz skizzierten Anschauungsweisen überblicken und von den beiden ersten aus schon erwähnten Gründen absehen, so scheint es völlig ausgeschlossen, sie miteinander in Einklang zu bringen, so widersprechend sind sie. Es kann darum auch kaum angenommen werden, dass es dieselben Vorgänge waren, deren Studium die einzelnen Forscher zu so grundverschiedenen Resultaten gebracht hat. Mir will scheinen, dass hier ein Entwicklungsmodus, der für einzelne Teile der Urniere zu Recht besteht, unberechtigterweise für die ganze Urniere als alleingültig betrachtet wird.

Es wäre möglich, dass zwei verschiedene Ansichten für dieselbe Tierklasse richtig sind, indem nämlich in den verschiedenen Teilen der Urniere die Entwicklung verschieden verläuft. Dann würde die eine Auffassung nur für den einen, die andere nur für den anderen Teil Gültigkeit haben, eine Verallgemeinerung für das ganze Organ aber in beiden Fällen falsch sein. Es ist drum von Interesse zu erfahren, welche Teile der Urniere die einzelnen Autoren untersucht haben.

Die Bornhaupt-Balfoursche Ansicht hat zur Voraussetzung, dass bei den betreffenden Tieren sekundäre Kanalanlagen nur in dem Teil der Urniere vorkommen, der aus dem nephrogenen Gewebe sich entwickelt. Tatsächlich behaupten auch meines Wissens sämtliche Autoren, die überhaupt nähere Angaben über den Ort des Auftretens der sekundären Anlagen bei den Amnioten gemacht haben (Bornhaupt [7], Sedgwick [53], v. Mihalkovics [34], Janosik [28] und Schreiner [50]), dass im Genitalteil der Urniere keine nachgebildeten Kanälchen mehr entstünden, und es ist diese Ansicht als feststehende Tatsache in die neueren Lehrbücher[1]) übernommen worden.

Fürbringer (9) vermochte die vordere Grenze nicht zu bestimmen. Diejenigen Autoren, welche die nachgebildeten Anlagen

[1]) Vgl. z. B. O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere, 7. Aufl., S. 408 und W. Felix, Entwicklung der Harnorgane in O. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentalen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere 20. Lieferung, S. 288.

von den primären ableiten, also die 3. und 4. Gruppe geben leider nicht an, welche Segmente sie untersucht haben, und wie weit die Neubildung reichen soll.

Jedenfalls bedarf dieser grosse Widerspruch der Ansichten noch einer Aufklärung.

Ich habe daher die Urnieren von Embryonen aus dem 4. und 5. Tage, die günstigsten Objekte für das Studium dieser Vorgänge, eingehend daraufhin untersucht, in welchen Segmenten und auf welche Weise nachgebildete Kanälchen und Malpighische Körperchen zur Entwicklung kommen. Ich kam dabei zu folgendem Resultate. Es finden sich sowohl im zweiten wie im dritten Abschnitt der Urniere nachgebildete Anlagen. Während aber im Genitalteil die Vermehrung durch Sprossung der primären Kanälchen und des Wolffschen Ganges und Teilung der vorhandenen Malpighischen Körperchen vor sich geht, differenzieren sich die Anlagen des dritten, sogenannten sekretorischen Abschnittes der Urniere aus Resten des nephrogenen Gewebsstranges heraus.

Es trifft also für den kleineren kranialen Teil eine Kombination der Ansichten von Braun und Renson, für den grösseren kaudalen die Meinung von Bornhaupt-Balfour zu. In der Übergangszone zwischen beiden Teilen kommen beide Entstehungsarten nebeneinander vor.

Dass tatsächlich im zweiten Abschnitte die Urniere des Hühnchens eine Vermehrung der Kanälchen selbst, nicht nur ihrer Windungen, wie offenbar die früheren Autoren annahmen, eintritt, davon kann man sich schon durch eine einfache Berechnung überzeugen.

Man braucht nur bei verschiedenen alten Embryonen in entsprechenden Segmenten jedesmal 1) die Mündungsstellen der Kanälchen am Wolffschen Gange; 2) die Halsstücke der Kanälchen an den Malpighischen Körperchen, bezw. die Sprosse, die die primären Kanälchen gegen die Malpighischen Körperchen treiben und 3) die letzteren selbst zu zählen und die erhaltenen Zahlen zu vergleichen. Für die Entstehung der sekundären Glomeruli ist es ausserdem noch von Wichtigkeit, auch noch die Zahl der Vasa afferentia jedesmal zu bestimmen.

Ich bekam bei dieser Feststellung folgende Resultate für die Segmente des Genitalteils:

Alter des Embryo	Nummer des Segmentes	Anzahl der Kanal-Mündungsstücke am Wolffschen Gang	Anzahl der Kanal-Halsstücke, bzw. Sprosse an Malpighischen Körperchen				Anzahl der Malpighischen Körperchen				Anzahl der Vasa afferentia
3 Tage 8 Stunden	16	2	2				2				2
	17	2	2				2				2
	18	3	3				3				3
	19	2	2				2				2
	20	3	3				3				2[1]
3 Tage 14 Stunden	16	2	2				2				3[2]
	17	2	2				2				2
	18	3	3				3				3
	19	3	3				3				3
	20	3	3				3				3
			dorsal		ventral		dorsal		ventral		
			rechts	links	rechts	links	rechts	links	rechts	links	
4 Tage 5 Stunden	16	2	0	0	1	2	0	0	2	2	2
	17	2	0	1	2	3	1	1	1	3	2
	18	3	1	1	3	1	0	1	1	1	2
	19	4	1	2	6	1	0	2	1	1	3
	20	3	2	1	4	5	1	0	1	5	2
4 Tage 9 Stunden	16	4	1		3		0		2		2
	17	3	1		4		2		1		2
	18	2	2		2		2		1		2
	19	3	2		3		3		2		2
	20	3	1		6		2		6		3
4 Tage 20 Stunden	16	1	0		1		1		1		2
	17	3	0		3		1		1		2
	18	3	0		3		1		1		3
	19	4	1		4		2		3		3
	20	3	4		3		3		3		1[3]

Abgesehen von dem Embryo von 4 Tagen 5 Stunden sind die Zahlen nur für die linke Seite der Embryonen angegeben.

[1]) Das zum dritten Malpighischen Körperchen gehörige Vas afferens war noch nicht zur Entwicklung gekommen.

[2]) Hier führten dicht hintereinander zwei Vasa afferentia je in eine grosse Abteilung desselben Malpighischen Körperchens.

[3]) Das folgende Vas afferens tritt wenige Schnitte später im folgenden Segmente auf.

Wenn diese zum Teil etwas unregelmässigen Zahlen — die rechte Seite eines Embryo differiert unter Umständen stark gegen die linke — auch keine weitgehenden Schlüsse erlauben, so lassen sich doch einige Tatsachen mit voller Sicherheit daraus ersehen. Zunächst geht deutlich aus der Tabelle hervor, dass vor Eintritt der oben (S. 186) beschriebenen Glomusbildung verschiedene isolierte, gleichmässig gebildete Anlagen da waren: jede besteht aus einem Harnkanälchen, einem Malpighischen Körperchen und einem Vas afferens. Eine ziemlich starke Vermehrung sowohl der Kanälchen wie der Malpighischen Körperchen ist ebenfalls durch den Vergleich der Zahlen erwiesen, und es lässt sich ferner daraus schliessen, dass diese nachgebildeten Kanälchen sich nur zum Teil mit dem Wolffschen Gange direckt verbinden, denn die Zunahme der Mündungsstellen am Wolffschen Gange ist zwar deutlich vorhanden, aber im Verhältnis zu der Menge nachgebildeter Kanalanlagen doch nur recht geringfügig. Wir werden also erwarten müssen, dass auch hier in ähnlicher Weise, wie es für den dritten Abschnitt der Urniere schon bekannt ist (vgl. vor allem 50), ein Sammelrohr das Sekret mehrerer Kanälchen abführt.

Bezüglich der Vasa afferentia ergibt ein Blick auf die Tabelle, dass hier keine Vermehrung eintritt. Tatsächlich wäre auch eine erneute Ausstülpung der Aorta schwer zu verstehen.

Um nun im einzeln die Art und Weise des Vorganges bei der Neubildung der Anlagen genau kennen zu lernen und vor allem besser beschreiben zu können, wurden Rekonstruktionen angefertigt. Die bisher geübten Methoden, wie wir sie vor allem Born (6)[1]) verdanken, waren wegen der ausserordentlichen Kleinheit und Kompliziertheit der Gebilde nicht brauchbar, da ein Ausschneiden der Kanälchenstücke aus Wachs und ein Zusammensetzen dieser Positivs unmöglich ist, wie ohne weiteres ein Blick auf Figur 21b auf Taf. XV zeigt. Ich suchte daher durch Benutzung des Negativs zum Ziele zu kommen. Da ich den Versuch, die gezeichneten Schnitte in Pappe auszuschneiden und dann die Lumina mit Wachs auszugiessen, bald aufgeben musste, schlug mir der sehr geschickte Präparator des Institutes, Heyden, vor, die Lumina in Wachs auszuschneiden und dann mit Gips auszugiessen.

[1]) In dieser Abhandlung sind auch die wichtigsten anderen Arbeiten auf diesem Gebiete, so z. B. auch die von Strasser erwähnt und besprochen.

Nach dieser von ihm selbst bei der Gelegenheit ausprobierten Methode verfertigte er unter Zugrundelegung meiner genauen, mit dem Abbéschen Zeichenapparate ausgeführten Zeichnungen die auf Tafel XIII abgebildeten Rekonstruktionsmodelle (Fig. 15—17).

Da schon meine eigenen Versuche mich gelehrt hatten, dass mit einer gleichen Vergrösserung für alle drei Dimensionen keine klaren, übersichtlichen Modelle zu bekommen waren, weil die Kanälchenelemente in der Urniere auf einen zu kleinen Raum zusammengedrängt sind, nahm ich eine Flächenvergrösserung von 200, liess aber die Wachsplatten statt 2 mm ($200 \times 10\ \mu$ Schnittdicke) 1 cm dick walzen, sodass also die Höhenvergrösserung das tausendfache der Wirklichkeit beträgt.

Ich wende mich nun zunächst der Bescheibung der drei Modelle zu. Modell I (vgl. Fig. 15, Taf. XIII) stellt ein Stück aus der Mitte des Genitalabschnittes der Urniere von einem 4 Tage 5 Stunden alten Embryo dar und soll den Vorgang der Sprossbildung, des Durchbruchs der sekundären Anlagen und der Teilung des primären Malpighischen Körperchens illustrieren.

Vom Wolffschen Gange sieht man deutlich drei Kanälchen bei Ms^1, Ms^2 und Ms^3 abgehen. Das oberste HK^1 verläuft in Windungen mit stark nach oben ausgezogenen Mittelstück gegen den primären, in dieser Gegend noch ungeteilten Glomerulus und geht etwas oberhalb dessen halber Länge in die Bowmansche Kapsel über.

Vom Anfangsteil des Mittelstückes dieses Kanälchens an dem Wolffschen Gange geht dorsalwärts ein blinder Spross Sp^1 gegen das Malpighische Körperchen hin ab, offenbar bestimmt, ein sekundäres dorsales Kanälchen zu liefern, wie sie an entsprechender Stelle schon vier Stunden später gefunden werden.

Der untere Teil des Mittelstücks von H^1 ist sehr stark nach unten ausgezogen und geht bei V drei sehr wichtige Verbindungen ein, zunächst mit dem breiten Spross des Wolffschen Ganges Ms^2, ferner mit einem neuen noch gleich näher zu schildernden Kanalstück HK^2 und schliesslich mit einem zweiten Spross Sp^2, der mit Sp^1 Ähnlichkeit hat, nur länger und dicker ist. Er steht auch seinerseits mit der Ausbuchtung Ms^2 des Wolffschen Ganges in breiter Kommunikation. An der Stelle, an der sich Sp^2 der Wand des Malpighischen Körperchens MK^1 anschmiegt, liegt ihm ein schon ziemlich selbständig gewordener Lappen des primären

Glomerulus gegenüber (vgl. Fig. 21c, Taf. XV), sodass ich annehmen möchte, dass es auch hier zum Durchbruch in den Kapselraum und zur Abspaltung eines dorsalen Malpighischen Körperchens kommen wird. Tatsächlich buchtet er unten schon deutlich die Kapselwand ein, was leider aus technischen Gründen am Modell nicht so gut zum Ausdruck gekommen ist (vgl. auch Fig. 21a—f).

Das ebenfalls bei V abgehende Kanalstück HK^2 biegt nach kurzem absteigenden Verlaufe nach oben um und setzt bei H^2 am primären Malpighischen Körperchen MK^1 an. Auch hier ist wieder das Mittelstück stark kaudalwärts ausgezogen. Während Sp^1 den Beginn des Sprossungsvorgangs, Sp^2 das Stadium kurz vor dem Durchbruch darstellt, ist es zu einem solchen in diesem Falle schon gekommen, HK^3 ist so zum abführenden Harnkanälchen von MK^2 geworden.

Dies Malpighische Körperchen imponiert auf den ersten Blick als ein ganz selbständiges Gebilde, sodass man geneigt sein könnte, es für das auf MK^1 folgende primäre zu halten. Tatsächlich handelt es sich aber nur um einen abgespaltenen und dann unabhängig weitergewachsenen Teil von MK^1. Das untrügliche Kriterium für dies ursprüngliche Abhängigkeitsverhältnis ist das Vas afferens (v a^3). Dieses kommt nämlich aus derselben Art. nephridica wie v a^2. In diesem Falle ist sogar die genetische Zusammengehörigkeit des unteren Teils von MK^1 und des Malpighischen Körperchens MK^2 noch deutlicher erkennbar, indem v a^2 auch noch eine Gefäßschlinge von MK^1 mit versorgt. Fig. 22a—d, Taf. XV zeigen das ganz klar. Es ist hier wohl überhaupt nicht möglich zu bestimmen, ob diese Gefäßschlinge zu MK^1 oder MK^2 gehört.

Das grosse Malpighische Körperchen MK^1 ist, abgesehen von dieser Abspaltung noch interessant dadurch, dass es zwei primäre Vasa afferentia (v a^1 u. v a^2) besitzt, also ein Beleg für die oben S. 186 ff. beschriebene Glomusbildung ist.

Bezüglich der Deutung des Zipfels Sp^3 geht man wohl am richtigsten, wenn man auch in ihm eine Sprossbildung, und zwar von HK^3 sieht, aber ganz sicher lässt sich das nicht sagen.

Die meiste Schwierigkeit für die Auffassung macht H^2 bezw. HK^1. Meiner Meinung nach gibt es hier zwei Erklärungsmöglichkeiten. Entweder ist H^2 eine primäre Verbindung mit MK^1,

dann ist HK^2 ein primäres Kanälchen wie HK^1 es zweifellos ist, oder aber es ist sekundär mit dem Wolffschen Gange in Kommunikation getreten, um das Sekret des dann sekundär von HK^1 durch Sprossung gebildeten HK^2 auf direktem Wege abzuleiten. In diesem zweiten Falle hätte man sich den Verlauf der weiteren Entwicklung dann so vorzustellen, dass später das Verbindungsstück V mit dem primären HK^1 verödet und nunmehr alles Sekret des Kanälchens HK^2 durch Ms^2 abfliesst. Wir würden dann also ein neues Stadium der Entwicklung der nachgebildeten Kanälchen vor uns haben. Für die Annahme, dass HK^2 ein primäres Kanälchen ist, spricht, abgesehen von der grossen Mächtigkeit des Mündungsstücks Ms^2, vor allem die Tatsache, dass hier zwei grosse Vasa afferentia vorhanden sind, und dass ursprünglich Vas afferens und Harnkanälchenabgang sich genau entsprechen (vgl. in der Tabelle die Zahlen für die beiden Embryonen aus dem vierten Tag) und meist ziemlich in gleicher Höhe liegen. Ungewöhnlich wäre allerdings auch bei dieser Auffassung der Gang der Entwicklung, denn im allgemeinen liegen zwei primäre Harnkanälchen nicht so nahe zusammen, und eine Verbindung beider habe ich sonst auch nie beobachtet. Ich muss daher die Frage nach der Deutung dieses eigentümlichen Befundes offen lassen.

Ms^3 bedeutet die Abgangsstelle eines vierten zweifellos primären Kanälchens, das keinerlei Verbindung mit den drei anderen oder ihren Malpighischen Körperchen besitzt. Der Übersicht halber sind dessen Windungen, die noch zum Teil in das Bereich der Rekonstruktion fallen, fortgelassen.

Das Interesse, welches Modell II (Fig. 16, Taf. XIII), das nach Schnitten desselben Embryos angefertigt ist wie Modell I, beansprucht, beruht darin, dass hier ein Halsstück eines sekundären Kanälchens HK^2 eine doppelte Verbindung H^2 und H^3 hat, einmal mit dem Halsstück des primären Kanälchens HK^1, dann aber auch mit dem sackförmig erweiterten Mittelstück S des primären Kanälchens HK^1 bei Ms^2. Dieses letztere Verbindungsstück ist im Gegensatz zu allen anderen sehr eng und durch Übereinanderlagerung der genau gezeichneten Schnitte war mit Sicherheit eine Kommunikation der beiden Hohlräume nicht festzustellen. Dass das letzterwähnte Halsstück auch tatsächlich das sekundäre ist, scheint mir, abgesehen von dem Verlauf der Kanäle, schon

daraus hervorzugehen, dass in diesem Falle der Durchbruch in die Bowmansche Kapsel, wie Textfig. 16 auf Seite 208 lehrt, noch nicht vollendet ist.

Das primäre Kanälchen HK^1 hat einen etwas komplizierten Verlauf, der aber aus der Abbildung des Modells ohne weitere Erläuterungen ersichtlich ist.

Dorsal sitzt MK^1 ein kurzes Kanalstück an, das in dem Modell nicht mit rekonstruiert ist, da es sich noch nicht in die Bowmansche Kapsel durchgebrochen hat. Sein dem Wolffschen Gange zugekehrtes blindes Ende ist ausgehöhlt, der gegen MK^1 verlaufende Teil nicht. Textfig. 16 zeigt bei HK^2d seinen Ansatz an der Kapsel. Über die Entstehung und Bedeutung dieser Anlage soll später (vgl. S. 211) gesprochen werden.

An Modell III, das nach Schnitten eines 4 Tage 9 Stunden alten Hühnerembryos angefertigt wurde (vergl. Fig. 17, Taf. XIII), ist der Übersicht halber das grosse Malpighische Körperchen MK^1 nahe seinem kaudalen Ende kurz oberhalb der Eintrittsstelle des Vas afferens v. a. c. abgesägt. Zwei Halsstücke H^1 und H^2 besitzt dieses Malpighische Körperchen. Beide Kanälchen haben Kommunikation mit dem Wolffschen Gange Ms^2 und Ms^1, aber bei dem oberen, weniger gewundenen ist sie bedeutend schmäler wie bei dem unteren, voluminöseren und stärker gekrümmten Kanälchen. Ich möchte daher annehmen, dass wir in dem zweiten Kanälchen die primäre Anlage vor uns haben, aus dem die obere sekundäre auf noch näher zu beschreibende Art hervorging. Dies nachgebildete Kanälchen ist aber mittlerweile selbständig geworden und nur die nahe Nachbarschaft der Mittelstücke bei B^1 scheinen auf den ursrünglichen Zusammenhang hinzudeuten. Ob auch die beiden Ausbuchtungen A^1 und A^2 die Reste einer ursprünglichen Kommunikation darstellen, lasse ich dahingestellt.

Allzugrosses Gewicht möchte ich auf das oberste Kanälchen überhaupt nicht legen, da es schon so selbständig geworden ist, dass ich die Möglichkeit, dass hier eine primäre Anlage vorliegt, nicht auszuschliessen vermag, wenn ich es auch nicht für wahrscheinlich halte.

Ein sehr wichtiges Unterscheidungsmittel, nämlich das Vorhandensein eines entsprechenden Vas afferens (vergl. S. 200) ist hier nicht ganz eindeutig. Es besitzt nämlich das Malpighische Körperchen MK^1 zwei Vasa afferentia, doch liegen die beiden

sehr nahe zusammen, nur durch eine ca. 10—15 μ dicke Wand getrennt, und sind ausserdem noch durch ein kurzes Längsgefäss verbunden. Es entspricht dies durchaus dem bei dem Embryo von 3 Tagen 14 Stunden festgestellten Befund (vergl. S. 199, Anmerk. 2), wo offenbar auch ein ursprünglich einfaches Vas afferens infolge seiner auseinandergerückten Versorgungsgebiete an der Abgangsstelle von der Aorta in die Länge gezogen und durch Wucherung der Aortenwand und des benachbarten Gewebes sekundär gekammert wurde. Im Modell ist diese Zusammengehörigkeit der beiden zuführenden Gefässe bei v. a. c. zum Ausdruck gebracht.

Der Zapfen Sp^1 am Wolffschen Gang scheint durch Sprossung aus ihm hervorgegangen zu sein und ist ein Beweis dafür, dass dem Urnierengang diese Fähigkeit auch im Genitalteil der Urniere zukommt. Der wichtigste Teil des Modells ist das untere Drittel. Hier erscheint lateral von dem vorhergehenden Malpighischen Körperchen ein neues. Das Vas afferens ist beiden gemeinsam, woraus, wie weiter unten gezeigt werden soll, auch genetisch die Abhängigkeit der kaudalen von der kranialen Anlage hervorgeht. Das Harnkanälchen, das diesen neuen Malpighischen Körperchen den Ursprung gibt, HK^3, steht auf einer für das Verständnis dieser sekundären Bildungen höchst wichtigen Entwicklungsstufe. Zunächst fällt im Gegensatz zu den beiden anderen, HK^1 und HK^2, die Kürze seines Verlaufs auf. Das Kanälchen besteht aus einem ganz kurzen, breit in den Glomerulus sich öffnenden Halsstück, einem kurzen dicken Mittelstück und einem gegen den Wolffschen Gang gerichteten Fortsatz Sp^2. Das Mittelstück legt sich in breiter Ausdehnung dem sackförmig nach unten ausgezogenen Mittelstück des primären Kanälchens bei B^2 so fest an, dass eine Grenze zwischen beiden nicht anzugeben ist. Die Scheidewand ist so dünn, dass sie knapp die Dicke eines Schnittes (= 10 μ) einnimmt. Da an vielen anderen Kanälchen — einem jüngeren Entwicklungsstadium entsprechend — genau an derselben Stelle eine Kommunikation mit einem sekundären Kanalstück vorhanden ist, das in genau derselben Art wie hier sich sehr bald in ein Malpighisches Körperchen öffnet, handelt es sich hier wohl höchst wahrscheinlich um die eben vollendete Abschnürung der sekundären Anlage von der primären. Da so die ursprüngliche Verbindung erloschen ist, strebt das Kanälchen eine neue

direktere an. Der aus dem Mittelstück Sp² dorsalwärts abgehende Fortsatz berührt mit seiner Spitze den Winkel zwischen Wolffschem Gange und dem Mündungsstück des nächsten primären Harnkanälchens, zu einem Durchbruch ist es jedoch noch nicht gekommen.

Wenn wir im Anschluss an die beschriebenen Modelle und die verschiedensten Entwicklungsstadien der sekundären Anlagen, wie sie die Untersuchung von Embryonen aus dem 5. Tage bietet, versuchen, uns ein Bild von diesen zum Teil sehr komplizierten

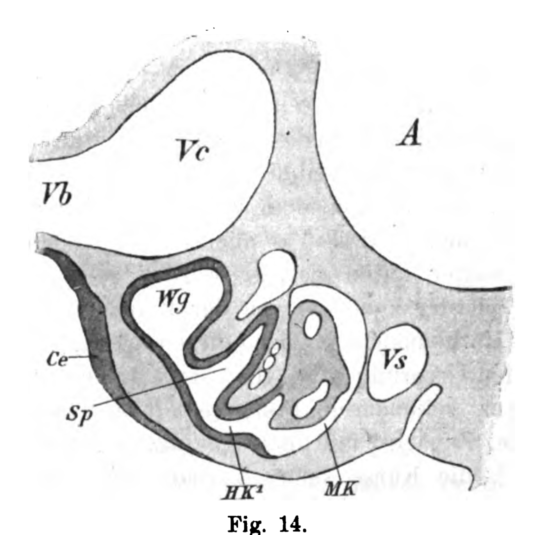


Fig. 14.

Abbildung eines Schnittes aus dem vorderen Genitalteil eines 4Tage 9 Stunden alten Embryos. Leitz: Oc. 0, Obj. 5, Tub.-L. 160 mm. Sprossbildung zur Anlage eines sekundären dorsalen Harnkanälchens.

A = Aorta, Ce = Kölomepithel, HK¹ = primäres Harnkanälchen, MK = Malpighisches Körperchen, Sp = Spross des primären Harnkanälchens zur Bildung eines sekundären dorsalen, Vb = primitive Brachialvene, Vc = hintere Kardinalvene, Vs = Subkardinalvene, Wg = Wolffscher Gang.

Vorgängen zu machen, so ist es zweckmässig, ventrale und dorsale nachgebildete Kanälchen getrennt zu behandeln. Die letzteren treten etwas später auf und sind weniger zahlreich wie die ventralen, bieten aber einfachere Verhältnisse. In dem kranialsten Teil des zweiten Urnierenabschnittes liefert der Wolffsche Gang das Zellmaterial für ihren Aufbau, die primären Kanälchen der Gegend sind zu klein und schwach entwickelt, um selbst den Ausgangs-

punkt dafür abzugeben. Fig. 19a—f, Taf. XIV zeigen deutlich den Verlauf eines solchen Sprosses und lassen auch schon den Beginn der Teilung des primären Glomerulus erkennen. Diese Entstehungsform bleibt aber nur auf das erste, höchstens noch das zweite Segment des Genitalteils beschränkt. In allen anderen Fällen geht die Bildung vom primären Kanälchen aus, und zwar

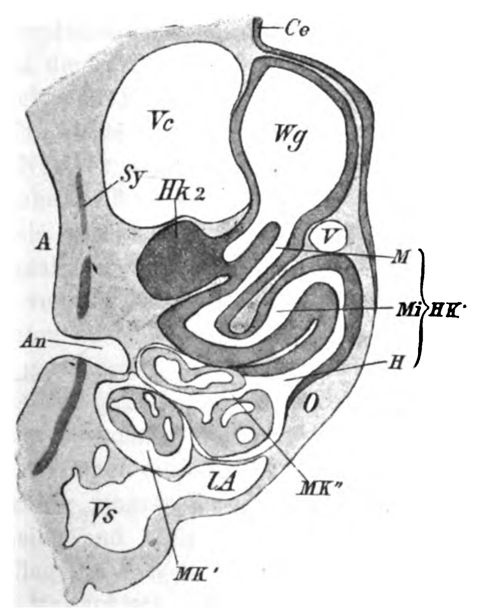


Fig. 15.

Abbildung eines Schnittes aus dem vorderen Teil des III. Urnierenabschnittes von einem 4 Tage 9 Stunden alten Embryo. Leitz: Oc. 0, Obj. 5, Tub.-L. 140 mm. Sförmiger Verlauf des primären Urnierenkanälchens.

A = Aorta, An = Art. nephridica (Vas afferens), Ce = Cölomepithel, H = Halsstück des Harnkanälchens am Malpighischen Körperchen, HK¹ = primäres Harnkanälchen, HK² = sekundäres, aus dem nephrogenen Gewebe entstandenes Harnkanälchen, lA = laterale Venenanastomose zwischen Kardinal- und Subkardinalvene, M = Mündungsstück des Harnkanälchens am Wolffschen Gang, Mi = Mittelstück des Harnkanälchens, MK¹ = vorhergehendes Malpighisches Körperchen, MK² = neuauftretendes Malpighisches Körperchen, Sy = sympathisches Gewebe, V = Vene, Vc = hintere Kardinalvene, Vs = Subkardinalvene, Wg = Wolffscher Gang.

fast stets von dessen Mittelstück. Den einfachsten Fall zeigt Textfig. 14. Hier ist das primäre Kanälchen HK¹ nahezu gestreckt, und alle Verhältnisse sind auf einem Schnitt zu übersehen.

Kaudalwärts von dieser Stelle werden jedoch die Kanälchen bald geschlängelt und zeigen auf den Querschnitt projiziert meist einen mehr oder weniger *˙˙˙S. . . .* förmigen Verlauf. In typischer Form bringt dies Textfig. 15 zum Ausdruck. Ich bezeichne den ersten Teil des S bis zum obersten * als Mündungsstück, den mittleren

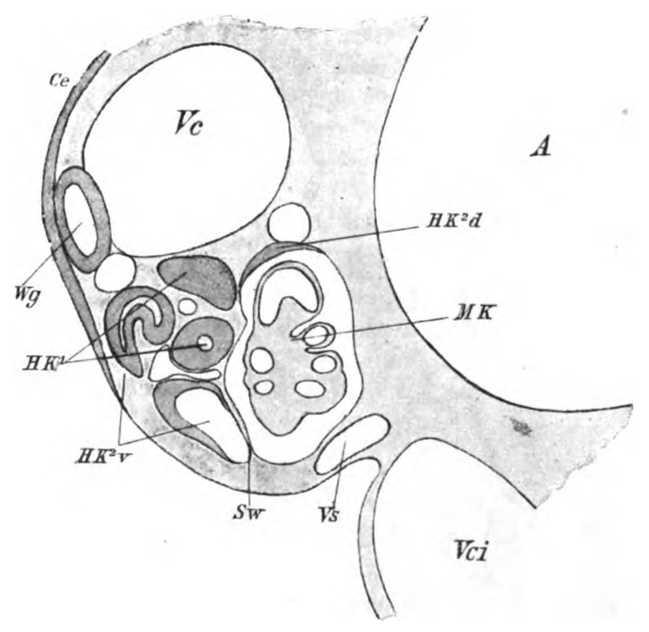


Fig. 16.

Abbildung eines Schnittes aus der Übergangszone zwischen Genitalteil und III. Urnierenabschnitt von einem 4 Tage 5 Stunden alten Embryo. Leitz: Oc. 0, Obj. 5, Tub.-L. 140 mm. Noch nicht vollendeter Durchbruch eines sekundären Kanälchensprosses in das Malpighische Körperchen.

A = Aorta, Ce = Cölomepithel, HK^1 = primäres Harnkanälchen, HK^2d = sekundäres dorsales Harnkanälchen, aus dem nephrogenen Gewebe hervorgegangen, noch ohne Verbindung mit dem Wolffschen Gange, HK^2v = sekundärer Kanalspross des primären Kanälchens, an dieser Stelle noch nicht ganz in das Malpighische Körperchen durchgebrochen, MK = Malpighisches Körperchen, Sw = Scheidewand zwischen Kanälchen und Malpighischem Körperchen, Vc = hintere Kardinalvene, Vci = Anlage der Vena cava inferior, Vs = Subkardinalvene, Wg = Wolffscher Gang.

bis zum zweiten * als Mittelstück und den Rest als Halsstück. Das grosse Mittelstück ist in den meisten Fällen der Ausgangspunkt für die Bildung der dorsalen nachgebildeten Kanalanlage,

indem hier meist an der Umbiegungsstelle des lateral offenen Bogens in den medial gerichteten ein Spross gegen das Malpighische Körperchen getrieben wird (vergl. Modell I), der dann sekundär wie in Textfig. 16 in die Kapsel durchbricht. Unter Umständen kann aber auch das Halsstück einem dorsalen Kanälchen Ursprung geben. Allen diesen dorsalen Anlagen gemeinsam ist die Kürze des Verlaufs, sie bestehen fast sämtlich nur aus einem mehr oder weniger langen Halsstück

Während die nachgebildeten dorsalen Anlagen eine gewisse Regelmässigkeit und Einfachheit der Entstehung aufweisen, lässt sich eine solche bei den nachgebildeten ventralen Kanälchen kaum feststellen. Nur bezüglich ihrer allerersten Anlage ist eine bestimmte Einheitlichkeit wenigstens in den hinteren Zweidritteln des Genitalteils vorhanden. Wir finden nämlich hier die nachgebildeten Kanälchen auf ihrer ersten Entwicklungsstufe stets in Abhängigkeit von den primären. Sie entstehen in ähnlicher Weise wie die dorsalen aus ihnen durch Sprossung, und zwar meist an dem lateral gerichteten Bogen des Mittelstücks, oder bei sehr langem Halsstück aus diesem letzeren, und brechen sekundär in die primäre Bowmansche Kapsel durch.

Textfig. 16 zeigt ein solches Kanälchen, wo der Durchbruch noch nicht völlig eingetreten ist, indem in der Mitte noch ein Streifen Scheidewand stehen geblieben ist. Diese zeigt eine doppelte Zelllage, die mediale scheint der Bowmanschen Kapsel des primären Malpighischen Körperchens anzugehören, die laterale der Wand des nachgebildeten Kanälchens. Ob im kranialen Drittel sich auch hier bei der Bildung der ventralen Kanälchen der Wolffsche Gang direkt beteiligt, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen, halte es aber, da auch hier eine geringfügige Vermehrung der Mündungsstücke einzutreten scheint, für wahrscheinlich, umsomehr als Sp^1 in Modell II (Fig. 16) beweist, dass er solche Ausbuchtungen besitzt.

Was nun die weitere Entwicklung dieser nachgebildeten Kanalstücke nach ihrem Durchbruch in die primäre Kapsel anbelangt, so konnte ich drei verschiedene Wege feststellen. In den meisten Fällen geht das neue Kanälchen gar keine neuen Verbindungen ein; es bekommt in der Folgezeit nur einen etwas geschlängelteren Verlauf. In einigen Fällen dagegen tritt sekundär eine Kommunikation mit dem Mittel- oder Mündungsstück des

primären Kanälchens oder mit dem Wolffschen Gange direkt ein. Dass der letztere Vorgang nicht sehr häufig ist, besagt schon ein Blick auf die Tabelle, die Zunahme der Mündungsstücke ist sehr gering. Für beide Entwicklungsarten bieten die beiden Modelle II und III (Fig. 16 und 17 auf Taf. XIII) Beispiele dar. Im II. bricht offenbar ein Spross des sekundären Kanälchens in das sackartig erweiterte Mittelstück des primären durch, während im III. ein nachgebildetes Kanälchen gerade den Zusammenhang mit dem primären aufgibt und gegen den Wolffschen Gang einen Spross aussendet, der dem Durchbruch nahe ist.

Das Endergebnis im zweiten Fall ist klar; im ersten Fall, der übrigens durchaus nicht vereinzelt dasteht, kann ich jedoch nicht genau angeben, wie die Entwicklung weitergeht. Da ich bei etwas älteren Tieren nie mehr Bilder fand, in denen ein nachgebildetes Kanälchen eine doppelte Verbindung mit der Mutteranlage besitzt, muss ich annehmen, dass eins der beiden Kommunikationsstücke verödet. Am wahrscheinlichsten wird das wohl bei dem oberen H^2, als dem älteren der Fall sein und dann eintreten, wenn die Verbindung des unteren mit dem grossen Mittelstück des primären bei Ms^2 in grösserer Ausdehnung stattgefunden hat. Soviel lässt sich wohl mit einiger Sicherheit sagen.

Über die Bedeutung des unverhältnismässig grossen Mittelstücks S sind wir dagegen nur auf Vermutungen angewiesen. Es wäre möglich, dass dieser Sack auch in der Folgezeit keine weiteren Veränderungen erfährt. Ich möchte für wahrscheinlicher halten, dass eine Quereinschnürung stattfindet, sodass die untere Hälfte zum Mittelstück des sekundären Kanälchens wird, und dass dann vielleicht in ähnlicher Weise, wie in dem Falle in Modell III (Fig. 17, Taf. XIII) sekundär eine Verbindung mit dem Wolffschen Gange erfolgt. Für diese Auffassung vermag ich anzuführen, dass einmal derartige, sackartige Erweiterungen von Kanalabschnitten später nicht mehr vorzukommen scheinen, und dass ferner später die Kanälchen mit ihren Mittelstücken unmittelbar aneinanderstossen. Gerade diese räumliche Beziehung legt den Gedanken nahe, dass hier früher vielleicht ein einziger grosser Hohlraum bestanden haben mag.

Ausser der Bildung sekundärer Kanälchen kommt es an manchen Stellen auch noch zur Entwicklung einer dritten Generation von Kanälchen (vergl. Fig. 20, Taf. XIV HK^2). Damit scheint

aber auch die Neubildung abzuschliessen, jedenfalls konnte ich während des 5. Tages kein Auftreten einer weiteren Generation feststellen. Die Anlagen der tertiären Kanälchen ist im Prinzip genau dieselbe, wie die der sekundären. Sie entstehen aus diesen durch Sprossung und brechen wie sie in ein Malpighisches Körperchen durch, oder führen zur Teilung einer solchen. So fand ich bei einem Embryo von 4 Tagen 9 Stunden mehrmals an einem primären Kanälchen drei ventrale Halsstücke nebst den dazugehörigen Malpighischen Körperchen, das primäre Kanalstück lag dann stets kranial von den beiden anderen. Eine sekundäre Verbindung solcher tertiärer Kanälchen mit den sekundären oder dem Wolffschen Gange habe ich niemals feststellen können.

Zu erwähnen ist noch, dass auch das nephrogene Gewebe (Urnierenblastem) da, wo es zum ersten Mal auftritt, gewöhnlich im 20., unter Umständen auch schon im 19. Segment, sich in eigentümlicher Weise an der Bildung sekundärer Kanälchen beteiligt; dies gilt jedoch nur für die dorsalen. Das erste Auftreten des nephrogenen Gewebes ist charakterisiert durch einen kleinen Zellhaufen unmittelbar ventral von der Kardinalvene. Etwas weiter kaudal tritt dann schon ein Lumen auf, die Kanalstrecke wird grösser und tritt in Beziehung zum primären oder abgespaltenen Glomerulus. So finden wir dorsale Malpighische Körperchen, denen ein mehr oder weniger langes Kanalstück ansitzt, das noch keine Verbindung mit einem anderen Kanälchen oder mit dem Wolffschen Gang besitzt (vgl. Textfig. 16 und das auf S. 204 Gesagte). Ich vermute, dass ähnliche Bilder bei Reptilien Hoffmann (24, 25) zu der Annahme geführt haben, dass die sekundären Kanälchen durch Wucherung der primären Kapselwand entständen. In der Tat scheint auch auf den ersten Blick diese Auffassung am meisten Wahrscheinlichkeit zu besitzen. Dass sie in der Allgemeinheit, wie Hoffmann sie für die Reptilien ausspricht, für die Vögel keinesfalls gilt, geht aus dem Vorhergehenden zur Genüge hervor, aber ich möchte ihre Richtigkeit auch für die vorliegenden Fälle bestreiten, denn diese Bildungen finden sich ausschliesslich dort, wo das nephrogene Gewebe zuerst erscheint und stehn in den allerersten Stadien mit den Bowmanschen Kapseln der primären Malpighischen Körperchen noch nicht in Verbindung. Es ist mir daher am wahrscheinlichsten, dass die in loco entstandenen jungen Kanalanlagen hier an die

primären Malpighischen Körperchen Anschluss gewinnen. Weiter kaudal, wo der Raum weniger beschränkt und das Urnierenblastem voluminöser ist, bilden sie ihre eigenen Bowmanschen Kapseln. Dass es sich um solche hier schon handelt, ist völlig ausgeschlossen, da der Glomerulus schon völlig entwickelt ist und aufs deutlichste sich als Teil des primären Gefässknäuls erweist.

Während es sich bei der Entwicklung der nachgebildeten Kanalanlagen um einen Sprossungsvorgang seitens der primären Gebilde handelt, vermehren sich die Malpighischen Körperchen auf dem Wege der Teilung, indem ein primäres in zwei oder mehrere sekundäre zerfällt, sodass also nach Eintritt dieses Vorgangs das primäre Malpighische Körperchen als solches aufhört zu bestehen. Spengel, Braun und Sedgwick haben diese Art der Neubildung für wahrscheinlich gehalten, aber irgend welche näheren Angaben oder auch nur Vermutungen über die Natur dieses Vorgangs fehlen bei ihnen gänzlich, und ausserdem bleibt dieser Entstehungsmodus, den sie auf die ganze Urniere ausdehnen wollten, nur auf den Genitalteil beschränkt.

Vergleicht man bei Tieren aus der zweiten Hälfte des vierten und der ersten Hälfte des fünften Tages entsprechende Segmente, so sind bei dem älteren Stadium zwei, ja in dem hinteren Teil dieses Abschnittes noch mehr Malpighische Körperchen an die Stelle des vorher einheitlichen primären Malpighischen Körperchens getreten, alle voll entwickelt, es fehlen die früher erwähnten Glomusbildungen fast ganz. Aus dem gänzlichen Mangel jüngerer Entwicklungsstadien des Gefässknäuels allein lässt sich schon schliessen, dass im Genitalteil der Urniere eine eigentliche Neubildung von Malpighischen Körperchen, etwa durch Umbildung der blinden Enden der Kanälchensprosse wie bei den primären, bei ihrer Vermehrung nicht stattfindet. Die Grundvoraussetzungen für einen Zerfall des ursprünglichen grossen einheitlichen Gefässknäuels in mehrere selbständige Stücke sind schon bei der ersten Anlage des Glomerulus anfangs des vierten Tages erfüllt. Es ist das einmal die starke, tief einschneidende Kammerung und Lappung und ferner die Vielheit der Vasa efferentia. Beide Tatsachen habe ich schon oben erwähnt; ihre Bedeutung wird aber erst in diesem Zusammenhange klar.

Der Zerfall des primären Gebildes in seine Teile, d. h. sekundäre Malpighische Körperchen, wenn man sie so noch be-

zeichnen darf, geht nun in der Weise vor sich, dass durch Scheidewandbildung die einzelnen Lappen des ursprünglichen Gefässknäuels umhüllt und bis auf den alten, gemeinsamen Stil, das Vas afferens, abgeschnürt werden. Gerade das letztere zeigt dann auch später noch, wenn die Trennung längst vollendet ist, in wie viele Teile der primäre Gefässknäuel zerfallen ist. Zu der Bildung der Scheidewand, deren erster Beginn in Fig. 23, a, b, Taf. XV zu sehen ist, scheinen mir im wesentlichen zwei Faktoren den Anstoss zu geben, das Kapselepithel und das sekundäre Harnkanälchen. Wem in dem Einzelfall die Haupt- oder die alleinige Rolle zufällt, ist meist nicht zu bestimmen. Da in den Fig. 18a—d, Taf. XIV, die den Beginn der Scheidewandbildung zeigen, diese auf der der Kanaleinmündung entgegengesetzten Seite auftritt, ist es naheliegend, hier in erster Linie die Bildung auf eine Wucherung des Kapselepithels zurückzuführen. Dies scheint in dem kranialerem Teil des Genitalabschnittes der Urniere überhaupt die Regel zu sein, vermutlich weil hier die Kanälchen sehr kurz und wenig voluminös sind, jedoch gelang es mir nicht, deutliche, auf Teilungsvorgänge hindeutende Veränderungen in den platten Kapselepithelien an diesen Stellen nachzuweisen, sodass es sich hier möglicherweise auch um die Reste der primären Scheidewand zweier hier nicht völlig zum Glomus verschmolzener Anlagen handeln kann (vgl. S. 186). Dass in dem mehr kaudaleren Teil mit breiten geschlängelten Kanälchen die Sprosse der primären Kanäle die wichtigste Rolle spielen, schliesse ich aus zwei Erscheinungen. Fast regelmässig geht der Zerfall des primären Gefässknäuels an der Eintrittsstelle eines sekundären Kanälchens vor sich, sodass die Bowmansche Kapsel vom Unterrand oder Oberrand des sekundären Mündungsstückes auszugehen scheint. Fig. 21 c u. d, Taf. XV, illustrieren diesen Vorgang zur Genüge. Ausserdem findet man, dass besonders die dorsalen sekundären Anlagen vor ihrem Durchbruch die Bowmansche Kapsel sehr stark einstülpen (vgl. Fig. 19 c, Taf. XVI u. Fig. 21 b, Taf. XV). Ob hierdurch das Kapselepithel zur Scheidewandbildung gereizt wird, oder ob bei der letzteren Elemente der Kanalwand selbst beteiligt sind, vermag ich nicht zu entscheiden. Die Abtrennung der einzelnen Lappen des Glomerulus durch die erwähnten Septen geschieht in den drei Hauptebenen des Embryos, Horizontal-, Frontal- und Sagitalebene; die beiden ersteren sind

bevorzugt. Sie beginnt mehr an der Peripherie des Lappens, d. h. an der Stelle, die von der Einmündung des Vas afferens am entferntesten liegt; es ist daher auch kein Zufall, wenn die Einmündungsstellen der sekundären Kanälchen meist distal davon sich befinden. Diese Scheidewände streben alle dem Zentrum des primären Malpighischen Körperchens, der Eintrittsstelle des Aortenastes, zu (vgl. Fig. 23a u. b, Taf. XV). Hier erfolgt erst die endgültige Abtrennung, vorher erhält man oft Bilder wie Fig. 20a–c auf Taf. XVI, wo die sekundären Glomeruli schon oben und unten durch die Bowmanschen Kapselbildungen abgetrennt sind, während in der Mitte der Gefässknäuel noch ein einheitliches Ganzes darstellt. In einigen wenigen Fällen scheint auch der umgekehrte Weg eingeschlagen zu werden. Dafür mögen Fig. 21 a—e, Taf. XV Beispiele sein, die dem auf Fig. 15, Taf. XIII dargestellten Malpighischen Körperchen angehören. Hier beginnt der Zerfall an den Eintrittsstellen der Gefässe, um sich dann von hier weiter nach oben fortzusetzen. Das sekundäre Kanälchen für den sich so abschnürenden dorsalen Glomerulus ist hier bereits in Gestal eines mächtigen Sprosses Sp^2 vorhanden. Interessant ist in diesem Falle auch das neue, dorsal von dem vorigen auftretende Malpighische Körperchen MK^2 durch seine Lage und seine Gefässversorgung. Im Anfange der Entwicklung, wie sie der Embryo von 4 Tagen 5 Stunden in der Gegend noch zeigt, tritt das neue Malpighische Körperchen meist ventral vom vorhergehenden auf, rückt dann dorsal, um ventral wieder einem neuen Platz zu machen. In diesem Falle ist es umgekehrt. Dass aber auch dieser Glomerulus ein Teil von dem grossen gewesen ist, von dem er nun fast völlig getrennt liegt, das eben beweist die arterielle Zufuhr. Es ist nämlich das Vas afferens des dorsalen Glomerulus ein Ast des grossen Vas afferens, versorgt aber nicht nur diesen allein, sondern wie Fig. 22 a–d, Taf. XV beweisen, auch noch einen Lappen des ventralen (MK^1).

Über die Vasa efferentia kann ich mich kurz fassen. Ebenso wie keine zuführenden werden auch keine abführenden Gefässe mehr neu angelegt. Sie sind ja von vorneherein in der Mehrzahl vorhanden, indem jeder grössere Lappen ein solches hat. So finden wir naturgemäss nach vollendeter Teilung meist nur ein Vas efferens für jedes Malpighische Körperchen. Es ist ausserdem durch diese Gefässanordnung eine Grenze für den Zerfall des ursprünglichen Gefässknäuels gesetzt.

Die auf solche Weise durch Teilung entstandenen neuen Malpighischen Körperchen wachsen sowohl in die Breite wie in die Länge weiter und überlagern sich bei dem geringen zur Verfügung stehenden Raume, sodass Bilder wie Textfig. 17 zustande kommen, wo drei Glomeruli übereinander liegen. Es könnte hier den Anschein haben, als ob ein primärer Glomerulus in drei Teile

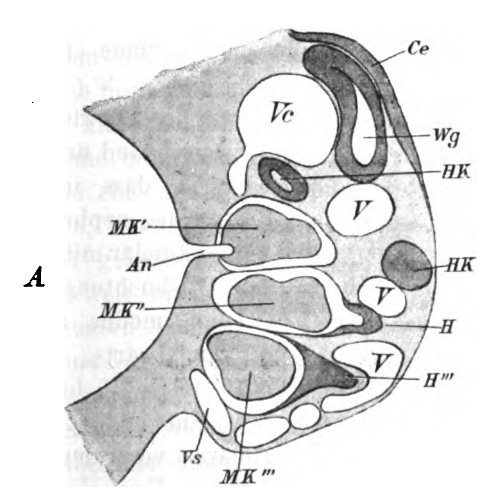


Fig. 17.

Abbildung eines Schnittes aus dem hinteren Genitalteil eines 4 Tage 20 Stunden alten Embryos. Leitz: Oc. 4, Obj. 2, Tub.-L. 200 mm. Übereinanderlagerung der sekundären Malpighischen Körperchen.
A = Aorta, An = Art. nephridica (Vas afferens), Ce = Cölomepithel, H'' = Halsstück des Kanälchens an MK'', H''' = Halsstück des Kanälchens an MK''', HK = primäres Harnkanälchen, MK', MK'', MK''' = Malpighische Körperchen der Urniere, V = Vene, Vc = Kardinalvene, Vs = Subkardinalvene, Wg = Wolffscher Gang.

zerfallen wäre, tatsächlich aber gehören nur die beiden Malpighischen Körperchen MK'' u. MK''' zusammen und besitzen kurz oberhalb dieser Stelle ein gemeinsames Vas afferens.

Die Entstehung nachgebildeter Anlagen im dritten Abschnitt der Urniere.

Während ein Auftreten neuer Kanalanlagen und Malpighischer Körperchen im Genitalteil der Urniere beim Vogel bisher allgemein geleugnet wurde (vgl. S. 197), ist diese Tatsache für den

eigentlichen Sekretionsteil schon seit Bornhaupt (7) bekannt. Auch im einzeln ist der Vorgang durch die Arbeiten von Sedgwick (52, 53), Balfour (3), Janosik (28), v. Mihalkovics (34) und Schreiner (50) ziemlich genau erforscht. Ich konnte in allen wesentlichen Punkten die Mitteilungen dieser Autoren bestätigen und verweise daher der Einfachheit halber auf diese Untersuchungen. Nur einige Besonderheiten, die ich bei diesen Autoren nicht geschildert finde, möchte ich noch erwähnen.

Der fundamentale Unterschied in der Entwicklung der nachgebildeten Anlagen zwischen dem zweiten und dritten Abschnitte der Urniere besteht bekanntlich darin, dass im letzteren die neuen Gebilde sich in loco aus Resten des nephrogenen Gewebsstranges herausdifferenzieren und erst sekundär mit dem Wolffschen Gange oder seinen uretherartigen Ausbuchtungen (vgl. 50) in Verbindung treten. Dieser Entstehungsmodus allein gilt aber nur vom 21. oder 22. Segmente an kaudalwärts. In der oft recht breiten Übergangszone, die vom 19. oder 20. bis zum 21. oder 22. Segmente reicht, kommen zwei Entwicklungsformen nebeneinander vor, nämlich für die primären ventralen Kanälchen die für den Genitalteil beschriebene Art der Vermehrung, wenn auch lange nicht mehr in so starker Ausdehnung wie dort, für die jungen dorsalen Anlage die Entstehung aus dem nephrogenen Gewebsstrang; vor allem gilt dies für die Malpighischen Körperchen (vgl. Fig. 23a u. b, Taf. XV).

In welcher Weise in dem kranialsten Teil der aus dem nephrogenen Gewebsstrange sich entwickelnden Kanälchen die jungen dorsalen Anlagen mit den primären ventralen in Beziehung treten, ist schon erwähnt (vgl. S. 211). Der Grund für das gleichzeitige Vorkommen beider Entstehungsarten scheint mir der zu sein, dass in jenen kranialen Segmenten des dritten Abschnittes am fünften Tage die neuen jungen Anlagen funktionell noch nicht in Betracht kommen und daher die Vergrösserung der sekretorischen Oberfläche wie im Genitalteil erfolgt. Kaudalwärts von der Art. omphalomesenterica sind dagegen dorsale und ventrale Anlagen ziemlich gleich entwickelt, und die im zweiten Abschnitte vorkommende Vermehrungsart fällt nun ganz fort.

Die Hauptmenge der aus dem nephrogenen Gewebe entstehenden Kanälchen tritt zweifellos dorsal auf, doch scheinen

weiter kaudalwärts auch ventral junge Anlagen zu erscheinen, worauf schon v. Mihalkovics und Schreiner aufmerksam gemacht haben. Diese nachgebildeten sekundären, tertiären etc. Kanälchen des 22.—30. Segmentes erreichen nie auch nur annähernd die Grösse wie im Genitalteil. Es ist schwer möglich, den ersten Beginn ihrer Entwicklung festzustellen, jedenfalls aber treten die allerersten Anlagen, worunter ich eine radiäre Anordnung der Zellen des nephrogenen Gewebsstranges dorsal von den primären, auch noch sehr unentwickelnden Kanälchen verstehe, schon sehr früh auf. So sah ich schon bei einem Embryo von 2 Tagen 15 Stunden etwas unterhalb der Abgangsstelle der Darmdotterarterie eine deutliche Trennung der dorsalen und der ventralen Anlagen, wenn auch nur für eine kurze Strecke; die primären ventral gelegenen Kanälchen waren in der Gegend auch noch sehr weit in der Entwicklung zurück, und in den kaudalsten Segmenten war nur völlig undifferenziertes Urnierenblastem zu sehen. Von dieser Stelle aus schreitet dann im Laufe des vierten Tages eine deutliche Trennung von dorsaler sekundärer und ventraler primärer Anlage nach hinten und in geringerem und langsameren Grade auch nach vorne zu fort. Während es am Anfange des fünften Tages meist nicht mehr gelingt, in den hinteren zwei Dritteln des dritten Abschnittes der Urniere mit Sicherheit ursprüngliche und nachgebildete Anlagen zu unterscheiden, kann man im vorderen Drittel dies ohne jede Mühe. Wenn man nämlich vom 19.—20. Segmente an kaudalwärts untersucht, begegnet man successive allen Entwicklungsstadien; jedes folgende kaudale Stadium ist etwas älter als das vorhergehende. Gerade dies Vorkommen aller Zwischenstufen ist der stärkste Beweis dafür, dass, wenn wir von den Übergangssegmenten absehen, im dritten Abschnitt der Urniere die Entwicklung der nachgebildeten Kanälchen und Malpighischen Körperchen grundverschieden von der im Genitalteil verläuft.

Die sekundären und alle folgenden Generationen von Kanälchen machen im III. Abschnitt den ganzen Entwicklungsgang der primären durch, wenn auch in etwas abgekürzterem Tempo. Er braucht daher nicht besonders beschrieben zu werden. Nur die Malpighischen Körperchen bieten einige Besonderheiten. Zunächst ist es auffallend, wie früh in vielen Fällen das Epithel der Bowmanschen Kapsel sich abplattet, und welche enorme Kapsel-

räume ganz kurze Kanälchen aufweisen. Es scheint mir hier völlig ausgeschlossen, dieses Verhalten durch Zug oder Druck oder sonstige äussere Einflüsse des umgebenden Gewebes erklären zu wollen. Im extremsten Fall war ausser einem kleinen Kanalstück nur eine ballonartig aufgetriebene, leere Bowmansche Kapsel ohne jede Gefäßschlingen da. In diesen und in ähnlichen Fällen kann man daher wohl behaupten, dass hier das Vas afferens die Kapselwand einstülpt, doch gilt es nicht für alle. Es lässt sich nämlich hier ebensowenig wie bei den primären Kanälchen schematisieren, da es sich bei der Knäuelbildung und der Kapselabflachung um zwei voneinander unabhängige, parallele Vorgänge handelt. Verspätet sich die Kapselbildung, so resultieren auch hier ähnliche Bilder, wie Fig. 6, Taf. XI sie für primäre Anlagen darstellt; verspätet sich der Herantritt der zuführenden Arterie, so findet man wie in dem eben erwähnten Falle eine leere Bowmansche Kapsel. Gerade solche Bilder beweisen aufs klarste, dass auch bei diesen nachgebildeten Kanälchen von einer autochtonen Glomerulusbildung nicht die Rede sein kann.

Das Vas afferens liefert hier nicht die Aorta, sondern das primäre Vas afferens, denn wie in dem Genitalteil tritt auch hier keine Vermehrung der Urnierenäste der Aorta ein. (vergl. Fig. 24, Taf. XIV). Im übrigen verläuft die Glomerulusentwicklung im Prinzip genau so, wie bei den primären Anlagen; die Vasa efferentia liefert das weitverzweigte Venennetz der Urniere. Glomusbildungen kommen nicht vor.

Während ich bezüglich der Entstehung der nachgebildeten Anlagen für den III. Abschnitt der Urniere in allen Hauptpunkten mich mit den bisherigen Untersuchern in Übereinstimmung befinde, vermochte ich im Gegensatz zur herrschenden Meinung nachzuweisen, dass die Entwicklung der sekundären Anlagen nicht nur auf den III. Abschnitt beschränkt bleibt, sondern auch im II. auftritt, hier aber ganz anders verläuft wie kaudal.

Es ist immer gefährlich, dass, was man bei einer Wirbeltierklasse fand, zu verallgemeinern. Trotzdem möchte ich vermuten, dass es bei den Reptilien ganz ähnlich ist wie bei den Vögeln. Ich glaube, die oben erwähnten Mitteilungen von Braun und Hoffmann zwingen geradezu zu einer solchen Annahme. Es wäre geradezu auffallend, wenn kranial von den

aus dem nephrogenen Gewebe hervorgegangenen Kanälchen keine Vermehrung mehr eintreten sollte. Wie weit sie reicht und ob sie in ähnlicher Weise wie bei den Vögeln sich vollzieht, wie man a priori geneigt wäre anzunehmen, müssen neue Untersuchungen lehren.

Ob die grossen Differenzen bei Säugetieren zwischen den Beobachtungen von Nagel (38), Kollmann (29) und Mac Callum (32) einerseits und v. Mihálcovics (34) und Schreiner (50) andererseits in ähnlicher Weise wie beim Hühnchen ihre Erklärung darin finden, dass in verschiedenen Teilen der Urniere die Entwicklung verschieden verläuft, lässt sich auch zurzeit noch nicht entscheiden.

Zur Technik der Rekonstruktionen.

Da die bei der Herstellung der auf Taf. XIII abgebildeten Rekonstruktionen zum ersten Male angewandte Methode wegen ihrer Einfachheit und ausserordentlichen Billigkeit für ähnliche Zwecke sehr empfehlenswert ist, will ich kurz mitteilen, wie Heyden, ihr Urheber, verfuhr.

Zum Giessen der Platten wurde sehr billiges Wachs zu 2.40 M. das kg benutzt. In bekannter Weise wurden Platten von entsprechender Grösse gegossen und bis zu 1 cm Dicke ausgewalzt. Dann wurden die mit dem Abbéschen Zeichenapparate gemachten genauen Zeichnungen, welche die Grenzen des Cöloms, der Aorta, der Kardinalvene, also sehr viele Richtpunkte und Linien enthielten, auf das Wachs durchgepaust und die Kanälchenkonturen ausgeschnitten. Da, wo nur die Kuppe eines Kanalstückes, nicht auch dessen Hohlraum getroffen war, wurde die Platte nur einseitig ausgehöhlt. Die in dieser Weise bearbeiteten Platten wurden genau passend aufeinander aufgesetzt und mit den Rändern verschmolzen.

Nach Glätten der Wände der Hohlräume und Einlegen von ziemlich dicken Drahtstücken, die ein festes Gerüst für das Modell abgeben sollten, wurde das Ganze mit feinem Modelliergyps ausgegossen.

Der Gefahr, dass hierbei der eine oder andere Blindsack sich nicht ordentlich mit Gyps füllte, wurde dadurch vorgebeugt, dass an ihrer Kuppe mit einer Nadel feine Luftlöcher nach aussen angebracht wurden, die erst, wenn der Gyps aus ihnen herausfloss, verschlossen wurden.

War der Gyps nach einigen Stunden erstarrt, so wurde über der Flamme das Wachs weggeschmolzen, um es anderweitig wieder verwenden zu können. In roher Form ist nun das Modell fertiggestellt.

Weiterhin ist es jetzt von grosser Wichtigkeit, Zentimeter für Zentimeter die Schnittzeichnung genau mit dem Modell zu vergleichen, da es bei dem komplizierten Verlauf und der nahen Nachbarschaft der Hohlräume trotz grosser Sorgfalt unter Umständen vorkommen kann, dass abnorme Kommunikationen entstehen. Durch diese nachträgliche Kontrolle werden etwaige Fehler aber sofort aufgedeckt und können ohne jede Schwierigkeit beseitigt werden. Um störende oberflächliche Unebenheiten zu beseitigen, wird der Gyps möglichst geglättet und mit einer dünnen Schicht Schellack überzogen, wodurch das ganze an Festigkeit gewinnt. Eventuell können die einzelnen Teile noch durch Farbe hervorgehoben werden. Die Umrisse der auf Taf. XIII wiedergegebenen Abbildungen der Modelle wurden von mir mit dem Diopter gezeichnet, nachdem die Objekte im Lucaeschen Zeichenkasten fixiert waren. Es wurde zuerst eine Vorderansicht und dann nach Drehung des Objektes um 180° eine genau entsprechende Rückansicht angefertigt und beide durch Pausen genau kombiniert.

Um den Verlauf der Kanälchen klar zu zeigen und um die wichtigsten Punkte möglichst deutlich herauszuheben, mussten die mit dem Diopter gezeichneten Umrisse an einzelnen Stellen etwas verschoben und abgeändert werden.

Durch punktierte Linien sind dann die Konturen der nicht sichtbaren Teile angegeben. Die Richtigkeit der dargestellten Modelle, sowie der Zeichnungen ist von Herrn Prof. Nussbaum und mir geprüft worden.

Kurze Zusammenfassung der Ergebnisse:

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf Hühnerembryonen von der zweiten Hälfte des zweiten bis zum Ende des fünften Bebrütungstages.

Bezüglich der ersten Anlage des Wolffschen Ganges und der primären Urnierenkanälchen vermochte ich die Angaben früherer Autoren in allen wesentlichen Punkten zu bestätigen.

Die Entwicklung des Gefäßsystems der Urniere untersuchte ich von dem Zeitpunkte ab, wo eine Aorta bereits deutlich doppelt angelegt ist.

Die zuerst auftretende Vene der hinteren Körperhälfte, mit der ich mich ausschliesslich beschäftigte, ist die paarige Kardinalvene. Bei ihrer Bildung ist die Aorta stark beteiligt, indem sie in den Intersegmentalräumen sinusartig sich ausstülpt. Die Endothelien dieser Ausstülpungen scheinen durch Umwandlung in loco liegender indifferenter Mesenchymzellen entstanden zu sein. Aus demselben Zellmaterial bilden sich auch die Längsverbindungen dieser Sinus. Aus dem Stiel des Sinus an der Aorta entsteht die A. spinalis, aus der medialen Hälfte der Aussackung wird die V. spinalis, aus der lateralen die V. cardinalis posterior.

Die zweite grosse Vene der Urnierengegend ist die Subkardinalvene, V. revehens posterior (20), Urnierenpfortader (13). Sie entsteht nicht in loco, sondern wird jederseits von der V. cardinalis posterior ausgebildet. Diese sendet, dorsal den Wolffschen Gang umgreifend, Queräste ventralwärts, die umbiegen und durch Zusammenwachsen später einen kontinuierlichen Gefässstamm bilden.

Diese paarige Vene funktioniert zuerst als Urnierenpfortader, indem sie Blut aus den Extremitäten, den Rumpfwandungen und dem Mesenterium durch die Urniere hindurch den Kardinalvenen zuführt. Das Blut aus den hinteren Extremitäten und aus der Schwanzgegend mündet, solange die Kardinalvenen noch nicht völlig nach dem Schwanze hin entwickelt sind, in ein grosses im Schwanze wurzelndes, stellenweise paarig ventral vom Darm verlaufendes Gefäss, das als Subintestinalvene aufzufassen ist und mit den Darmdottervenen in breiter Verbindung steht. Bald verengert sich diese Kommunikation aber und verödet ganz. Alles in ihr angesammelte Blut fliesst jetzt durch direkte Verbindungsgefässe und indirekt durch neuentstehende Abzugskanäle nach den Subkardinalvenen in die V. cardinalis posteriores ein. Dies primäre Pfortadersystem, das ein Homologon sowohl bei Amphibien wie bei Reptilien besitzt, hört von dem Augenblick an auf zu existieren, wo der Hohlvenenspross des Ductus venosus die Subkardinalvenen erreicht und die Bildung der Vena cava einleitet. (Hochstetter, Miller.) Von nun an kehrt sich der Strom in den Urnieren um, und es besteht vorübergehend die

von Jacobson bei Fischen, Amphibien und Reptilien entdeckte, dort zeitlebens bestehende Zirkulationsart.

Arterielle Gefässe erhält die Urniere erst am Ende des dritten Tages. Es schickt die Aorta zwei bis drei Art. nephridicae pro Segment in die Urnierenanlage hinein. Bei der Bildung des Glomerulus sind Gefäss- und Kapselentwicklung parallel verlaufende Vorgänge. Die Gefässe des Glomerulus entstehen nie in loco, sondern als Äste der Art. nephridicae (Nussbaum). Diese münden meist vor Bildung des eigentlichen Vas afferens in grössere Venenäste, die späteren Vasa efferentia. Letztere stellen ursprünglich Verbindungen zwischen Kardinal- und Subkardinalvenen dar. Die Malpighischen Körperchen des Genitalteils haben fast immer zwei und mehr abführende Gefässe. In demselben Teil der Urniere entstehen durch Verschmelzung der Kapselwände ursprünglich getrennter Malpighischer Körperchen Glomi. Die Gefässknäuels, deren Bildung durch Kammerung des sackförmigen Vas afferens eingeleitet wird, sind sehr stark gelappt.

Bezüglich der Entstehung nachgebildeter Anlagen von Kanälchen und Malpighischen Körperchen fand ich folgendes. Es tritt im Gegensatz zu der bisher herrschenden irrigen Ansicht (vgl. oben) und in Übereinstimmung mit dem für die Amphibien zuerst von Nussbaum entdeckten Verhalten (42) auch im Genitalteil der Urniere eine Vermehrung dieser Gebilde ein. Die Entwicklung schlägt hier aber einen ganz anderen Weg ein, wie im III. Abschnitt, über den wir in dieser Beziehung durch mehrere Arbeiten schon ziemlich genau unterrichtet sind. Im Genitalteil erfolgt die Neubildung der Kanälchen durch Sprossung aus dem Wolffschen Gange oder den primären Kanälchen und sekundären Durchbruch in die Bowmansche Kapsel. Nur wenige setzen sich später selbstständig mit dem Wolffschen Gange in Verbindung. Die Malpighischen Körperchen vermehren sich durch Teilung der primären. Durch einwachsende Scheidewände werden die schon von Anfang an ziemlich selbständig angelegten Lappen des primären Gefässknäuels bis auf die Eintrittsstelle des gemeinsamen Vas afferens voneinander abgetrennt und entwickeln sich unabhängig voneinander weiter. Zu jedem so selbständig gewordenen Glomerulus gehört eins der in der Mehrzahl vorhandenen Vasa efferentia des primären Malpighischen Körperchens.

In der Übergangszone zwischen II. und III. Abschnitt der Urniere, die vom 19., 20. Segmente bis zum 21., 22. reicht, vermehren sich die ventralen primären Anlagen auf die eben beschriebene Art; über ihnen differenzieren sich neue dorsale aus Resten des nephrogenen Gewebsstranges. Für die Segmente 21, 22—30 gilt nur die letztere Entwicklungsart.

Der Bildung des Glomerulus der sekundären Malpighischen Körperchen geht nicht in loco vor sich, sondern wird durch einen Spross des primären V. afferens eingeleitet. Die Vasa efferentia liefert das Venennetz der Urniere.

Im übrigen wiederholen die sekundären, tertiären etc. aus dem nephrogenen Gewebe entstehenden Anlagen in abgekürzter Form den Entwicklungsgang der primären.

Bonn, April 1905.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im hiesigen anatomischen Institute unter der Leitung von Herrn Professor M. Nussbaum ausgeführt. Ich benutze mit Freuden die Gelegenheit, diesem meinem hochverehrten Lehrer für die gütige Überlassung seiner Schnittserien und die vielfache Anregung und Förderung bei der Untersuchung herzlichsten Dank zu sagen. Auch Herrn Geheimrat Freiherr von la Valette St George, der mir in liebenswürdigster Weise die Mittel des Instituts zur Verfügung stellte, bin ich zu grossem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1. v. Baer, K. E.: Entwicklungsgeschichte der Tiere. I. Teil, 1828.
2. Balfour, F. M. und Sedgwick, A.: On the existence of a head-kidney in the embryo chick. Quart. Journal of Microsc. Science, Vol. XIX, 1879.
3. Balfour, F. M.: Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übers. von Vetter. Bd. II, 1881.
4. Brauer, A.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. III. Die Entwicklung der Exkretionsorgane. Zoolog. Jahrb., Bd. XVI, 1902.
5. Braun, M.: Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut in Würzburg, Bd. IV, 1877—78.

6. Born, G.: Noch einmal die Plattenmodelliermethode. Zeitschr. f. wissensch. Mikrosk., Bd. V, 1888.
7. Bornhaupt, T.: Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Dissertation. Dorpat 1867.
8. Felix, W.: Entwicklung der Harnorgane. Handbuch der vergl. und experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, herausgegeb. von O. Hertwig, 20. Lieferung, 1904.
9. Fürbringer, M.: Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morphol. Jahrb., Bd. IV, 1878.
10. Gerhardt, U.: Zur Entwicklung der bleibenden Niere. Arch. f. mikroskop. Anatom., Bd. LVII, 1901.
11. Goette, A.: Die Entwicklung der Unke. Leipzig 1875.
12. Golgi, C.: Annotazioni intorno dell' istologia dei reni dell' uomo e di altri mammiferi. Atti della R. Accademia dei Lincei, Ser. IV, Rendiconti, Vol. V, 1, 1889.
13. Grafe, E.: Die Urnieren-Pfortader beim Hühnerembryo. Dissertation. Bonn 1904.
14. Gregory, E. R.: Observations on the Development of the Excretory System in Turtles. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatom. u. Ontogen., Bd. XIII, 1900.
15. Hertwig, O.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere, 7. Aufl., 1902.
16. His, W.: Anatomie menschlicher Embryonen. 1880—1885.
17. Hochstetter, F.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morphol. Jahrb., Bd. XIII, 1888.
18. Derselbe: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten, I. Hühnchen. Morphol. Jahrb., Bd. XIII, 1888.
19. Derselbe: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten, II. Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. XIX, 1893.
20. Derselbe: Entwicklung des Venensystems der Wirbeltiere. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausgegeb. von Merkel u. Bonnet, Bd. III, 1893.
21. Derselbe: Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Monotremen. Semon, Zoolog. Forschungsreisen, abgedruckt in der Denkschrift der mediz. naturforsch. Ges. in Jena, Bd. V, p. 235, 1895.
22. Derselbe: Die Entwicklung des Blutgefäßsystems. Handbuch der vergleich. und experiment. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, herausgegeb. v. O. Hertwig, 14. u. 15. Lieferung, 1903.
23. Hoffmann, C. K.: Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XLIV, 1886.
24. Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien, ebendaselbst, Bd. XLVIII, 1889.
25. Derselbe: Reptilien. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. VI, III. Abt., S. 2055—2057, 1890.

26. Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern. Morphol. Jahrb., Bd. XX, 1893.
27. Jacobson, L.: Sur l'anatomie et la physiologie d'un système veineux, particulier aux reptiles. Bulletin de la Société philomatique, Paris, avril 1813.
28. Janosik: Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitzungsber. der k. k. Akademie der Wissensch. zu Wien, mathem.-naturw. Klasse, Bd. XCI, 3. Abt., 1885.
29. Kollmann, J.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, pag. 399, Fig. 234, 1898.
30. Lewis, F. T.: The development of the Vena cava inferior. Americ. Journal of Anatomy, Vol. I, 1902.
31. Derselbe: The Question of Sinusoids. Anatom. Anz., Bd. XXV, No. 11. 1904.
32. Mac Callum, J. B.: Notes on the Wolffian body of higher mammals. Americ. Journal of Anatom., Vol. I, 1902.
33. Meyer, F.: Zentralblatt f. medizinische Wissenschaft, No. 2, 1876.
34. v. Mihálkovics, G.: Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Auszug in der International. Monatsschrift f. Anatomie und Histologie, Bd. II, 1885.
35. Miller, A. M.: The Development of the Postcaval Vein in Birds. American Journ. of Anatomy, Bd. II, 1903.
36. Minot, Ch. S.: On a hitherto unrecognized form of blood circulation without capillaries in the organs of Vertebrata. Proc. Bost. Soc. of Nat. Hist., Vol. XXIX, 1900.
37. Müller, J.: Bildungsgeschichte der Genitalien. 1830.
38. Nagel, W.: Über die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. XXXIV, pag. 292, 1889.
39. Nussbaum, M.: Die Niere der Wirbeltiere. Sitzungsberichte der Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn von 1878, pag. 76.
40. Derselbe: Fortgesetzte Untersuchungen über die Sekretion der Niere. 1. Mitt. Pflügers Archiv, Bd. VII, 1878.
41. Derselbe: Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. 5. Mitteil., Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXVII, 1886.
42. Derselbe: Der Geschlechtsteil der Froschniere. Zoolog. Anz., Bd. XX, No. 544, 1897.
43. Derselbe: Zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Huhn. (Mit Demonstrationen.) Extrait des „Comptes-rendus de l'association des anatomistes“, Liège 1903.
44. Rabl, C.: Über die Entwicklung des Venensystems der Selachier. Festschr. z. 70. Geburtstage Leukarts, Leipzig 1892.
45. Regaud, Cl. et Policard, A.: Recherches sur la structure du rein de quelques ophidiens. Arch. d'Anatomie microscop., T. 6, fasc. 2 3. 1903.
46. Remak, R.: Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin 1855.

47. Renson, G.: Contributions à l'Embryologie des organes d'excretion des oiseaux et des mammifères. Thèses, Bruxelles 1883.
48. Derselbe: Recherches sur le rein cephalique et le corps de Wolff chez les oiseaux et le mammifères. Extrait, Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXII, 1883.
49. Rosenberg, A.: Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostierniere. Dissertation. Dorpat 1867.
50. Schreiner, K. E.: Über die Entwicklung der Amniotenniere. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXXI, 1902.
51. Sedgwick, A.: Development of the Kidney in its relations to the Wolffian body in the chick. Quart Journ. of Microsc. Science, Vol. XX, 1880.
52. Derselbe: On the development of the structure known as the „Glomerulus of the head Kidney" in the chick. Quart. Journ. of Microsc. Science, Vol. XX, 1880.
53. Derselbe: On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick, together with some remarks on the excretory system of the vertebrata. Quart. Journ. of Microscop. Science, Vol. XXI, 1881.
54. Soulié, A. et Bonne, C.: Recherches sur le dévelopement du système veineux chez la taupe. Journ. de l'Anatom. et de Physiol., année XLI e, No. 1, 1905.
55. Spengel, J. W.: Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. aus dem zool.-zoot. Institute zu Würzburg, Vol. III, 1876.
56. Toldt, C.: Untersuchungen über das Wachstum der Nieren des Menschen und der Säugetiere. Sitzungsber. der math.-naturwiss. Klasse der k. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. LXIX, B. 2, 3. Abt., 1874.
57. Vogt: Anatomie des Salmons. Mémoires de la société des scienc. natur. de Neuchâtel, Vol. III, 1845.
58. Waldeyer, W.: Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
59. Wheeler, M.: The Development of the Urogenital Organs of the Lambrey, Zool. Jahrb., Morph. Abt., Bd. XIII, 1899.
60. Wiedersheim, R.: Über die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. XXXVI, 1890.
61. Zumstein, J.: Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems des Menschen. Anatom. Hefte, I. Abt., Bd. VI, 19.—20. Heft, 1896.
62. Derselbe: Zur Entwicklung des Venensystems beim Meerschweinchen. Anatom. Hefte, I. Abt., Bd. VIII, 20. Heft, 1897.
63. Derselbe: Über die Entwicklung der V. cava inf. bei dem Maulwurfe und bei dem Kaninchen. Anatom. Hefte, I. Abt., Bd. X, 32. Heft, 1898.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XI—XV.

Für alle Tafelfiguren gültige Bezeichnungen:

A = Aorta
$A^1.A^2$ = Ausbuchtungen von Urnierenkanälchen.
An = Art. nephridica.
As = Abschnürungsstelle der Kanalanlage vom Cölomepithel.
B = Bowmansche Kapsel.
B^1. B^2 = Berührungsstellen zweier Kanälchen.
Br = Hohlraum der Bowmanschen Kapsel.
Ce = Cölomepithel.
e = Endothelien; ec = Ektoderm.
Gl, Gl^1, Gl^2 = Glomerulus.
Gla = Glomerulusanlage.
H^1, H^2, H^3 = Halsstück der Kanälchen am Malpighischen Körperchen.
Ha = Harnkanälchenanlage.
Ha^2 = Anlage eines sekundären Harnkanälchens.
Ha^3 = Anlage eines tertiären Harnkanälchens.
HK, HK^1, HK^2, HK^3 = Harnkanälchen.
lA = laterale Venenanastomose zwischen Kardinal- und Subkardinalvene.
M = Medullarrohr.
mA = mediale Venenanastomose zwischen Kardinal- und Subkardinalvene.
MG = Anlage des Müllerschen Ganges.
MK^1, MK^2, MK^3 = Malpighisches Körperchen der Urniere.
MKa = Anlage eines Malpighischen Körperchens.
Ms^1, Ms^2, Ms^3 = Mündungsstück der Harnkanälchen am Wolffschen Gang.
My = Mytom.
Na = Nebennierenstränge.
S = sackartige Erweiterung eines Mittelstücks eines primären Harnkanälchens.
Sp, Sp^1, Sp^2, Sp^3 = Spross.
Sy = sympathisches Gewebe.
Sw = Scheidewand in einem Glomerulus oder Glomus.
U = Urnierenanlage.
V = Vene.
Va = Vas afferens.
Va^1, Va^2, Va^3 = Vas afferens.
Vac = gemeinsames Vas afferens.
Vc = hintere Kardinalvene.
Vci = Anlage der Vena cava inferior.
Ve = Vasa efferens.
Vm = Mesenterialvene.
Vs = Subkardinalvene.
Vsa = Subkardinalvenenast der hinteren Kardinalvene.
Vst = Verbindungsstück.
WG = Wolffscher Gang.

Fig. 1. Abbildung eines Schnittes aus der Mitte des Genitalteils der Urniere eines Hühnerembryos von 2 Tagen 7 Stunden. Leitz: Ok. 2, Obj. 7, 160 mm Tubuslänge. Sie zeigt bei Sp die Sprossbildung des Wolffschen Ganges (WG) gegen die noch undifferenzierte Urnierenanlage (U). In der Kardinalvene (Vc) Blutkörperchen und in Blutkörperchen sich umwandelnde Mesenchymzellen.

Fig. 2. Abbildung eines Schnittes aus dem Genitalteil eines Hühnerembryos von 2 Tagen 7 Stunden. Leitz: Ok. 4, Obj. 5, Tub.-L. 140 mm. Sie zeigt bei Sp die Höhlung des Sprosses vom Wolffschen Gange (WG) gegen die Kanalanlage (Ha).

Fig. 3. Abbildung eines Schnittes aus dem Genitalteil eines Hühnerembryos von 2 Tagen 7 Stunden. Leitz: Ok. 2, Obj. 5, Tub.-L. 160 mm. Sie zeigt die dorsal vom Wolffschen Gange (WG) gelegene Kardinalvene (Vc). Die Subkardinalvene ist noch nicht zur Entwicklung gekommen.

Fig. 4a—4d. Abbildung der auf Fig. 3 folgenden vier Schnitte desselben Embryos. Sie stellt die Entwicklung der Subkardinalvene (Vs) von der Kardinalvene (Vc) dar.

Fig. 5. Abbildung eines Schnittes aus dem Genitalteil eines Embryos von 2 Tagen 7 Stunden. Leitz: Ok. 4, Obj. 5, Tub.-L. 160 mm. Bei Sp schickt die Subkardinalvene (Vs) einen Spross gegen das vom Cölomepithel (Ce) sich abschnürende Urnierengewebe (U).

Fig. 6. Abbildung eines Schnittes aus dem Genitalteil eines Embryos von 2 Tagen 15 Stunden. Leitz: Ok. 2, Obj. 5, Tub.-L. 140 mm. Sie zeigt das zur primitiven Bowmanschen Kapsel (MKa) bläschenförmig aufgetriebene Ende eines Harnkanälchens.

Fig. 7. Abbildung eines Schnittes aus dem Genitalteil eines Embryos von 2 Tagen 23 Stunden. Leitz: Ok. 0, Obj. 7, Tubuslänge 170 mm. Sie zeigt die Entwicklung der Art. nephridica (An) und deren Verbindungen mit dem Venensystem. Bei * direkte Anastomose mit einem Aste der Kardinalvene (Vc).

Fig. 8. Abbildung eines Schnittes aus dem hinteren Genitalteil eines Embryos von 3 Tagen 8 Stunden. Leitz: Ok. 2, Obj. 7, Tub.-L. 140 mm. Bei Sp buchtet sich die Art. nephridica (An) gegen die Kanalanlage (Ha) als erste Anlage des späteren Glomerulus vor. Die Art. nephridica selbst verläuft weiter und mündet einige Schritte weiter nach hinten in eine lat. Anastomose (lA) ein.

Fig. 9. Abbildung eines Schnittes aus dem Genitalteil eines Embryos von 3 Tagen 4 Stunden. Leitz: Ok. 2, Obj. 7, Tubuslänge 140 mm. Sie zeigt das Vordringen der Art. nephridica (An) gegen die noch wenig differenzierte Kanalanlage (Ha).

Fig. 10. Abbildung eines Schnittes aus dem Genitalteil eines Embryos von 3 Tagen 14 Stunden. Leitz: Ok. 2, Obj. 7, Tubuslänge 140 mm. Sie zeigt die Eintrittsstellen des Vas afferens (Va) und zweier Vasa efferentia (Ve) in ein primitives Malpighisches Körperchen (MKa).

Fig. 11. Abbildung eines Schnittes aus dem Genitalteil eines Embryos von 3 Tagen 14 Stunden. Leitz: Ok. 2, Obj. 7, Tubuslänge 140 mm. Sie zeigt die Einstülpung eines grossen primitiven Malpighischen Körperchens (MKa) in den Wolffschen Gang (WG).

Fig. 12. Abbildung eines Schnittes aus dem Genitalteil desselben Embryos wie in Fig. 11 bei gleicher Vergrösserung. Sie zeigt die erste Kammerung des primitiven Malpighischen Körperchens (MKa) und den Verlauf der zu- und der abführenden Gefässe.

Fig. 13. Abbildung eines Schnittes aus dem Genitalteil eines Embryos von 3 Tagen 8 Stunden. Leitz: Ok. 0, Obj. 7, Tubuslänge 140 mm. Sie zeigt die Beteiligung der Endothelien (e) bei dem Kammerungsprozess des primitiven Malpighischen Körperchens (MKa).

Fig. 14. Abbildung eines Schnittes aus dem III. Abschnitt der Urniere eines Embryos von 3 Tagen 14 Stunden. Leitz: Ok. 0, Obj. 7, Tub.-L. 140 mm. Sie zeigt den langgestreckten Verlauf einer Art. nephridica in diesem Teil der Urniere sowie den Beginn der Bildung eines Malpighischen Körperchens (MKa).

Fig. 15. Abbildung eines Rekonstruktionsmodells aus dem Genitalabschnitt der Urniere eines 4 Tage 5 Stunden alten Embryos. 1/3 der natürlichen Grösse des Modells. Das Modell besitzt in der Höhendimension 1000fache Vergrösserung, in der Breiten- und Tiefendimension 200fache. Nähere Erläuterungen vgl. S. 201 des Textes. Über * und ** vgl. die Figurenerklärungen zu Fig. 20 und 21.

Fig. 16. Abbildung eines Rekonstruktionsmodells aus dem Genitalabschnitte der Urniere desselben Embryos wie bei Fig. 15. 203 1/3 der natürlichen Grösse des Modells. Der Vergrösserungsmaßstab desModells ders. wie bei Fig. 15. Nähere Erläuterungen vgl. S. 204 des Textes.

Fig. 17. Abbildung eines Rekonstruktionsmodells aus dem Genitalteil der Urniere eines Embryos von 4 Tagen 9 Stunden. 1/3 der natürlichen Grösse des Modells. Die Vergrösserung für das Modell ist dieselbe wie bei Fig. 15 u. 16. Nähere Erläuterungen vgl. S. desTextes.

Fig. 18a—d. Abbildungen von vier aufeinander folgenden Schnitten aus dem Genitalteil eines Embryos von 4 Tagen 9 Stunden. Leitz: Ok. 0, Obj. 5, Tubuslänge 140 mm. Sie zeigen die Scheidewandbildung in den Malpighischen Körperchen.

Fig. 19a—f. Abbildung von sechs aufeinander folgenden Schnitten aus dem vorderen Genitalteil eines Embryos von 4 Tagen 5 Stunden. Vergrösserung wie bei Fig. 18. Sie sollen die Bildung der sekundären dorsalen Kanalanlagen im kranialen Abschnitte des Genitalteils erläutern. In Fig. 19d sieht man gegenüber dem das Malpighische Körperchen einbuchtenden Spross (Sp) eine Scheidewandbildung.

Fig. 20a—c. Abbildung von drei aufeinander folgenden Schnitten aus dem Genitalteil eines Embryos von 4 Tagen 9 Stunden. Vergrösserung wie bei Fig. 18. An der Eintrittsstelle des gemeinsamen Vas afferens (Vac) sind die beiden Malpighischen Körperchen (Mk^1, Mk^2) noch nicht völlig getrennt (Fig. 20a), 2 Schnitte weiter in Fig. 20c sind beide isoliert (HK).

Fig. 21a—f. Abbildungen von sechs aufeinander folgenden Schnitten aus dem Genitalteil eines Embryos von 4 Tagen 5 Stunden. Leitz: Ok. 0, Obj. 5, Tub.-L 140 mm. In Modell I, Fig. 15 sind diese Schnitte von der mit * versehenen Stelle an abwärts körperlich rekonstruiert. In Fig. 21a sieht man die Eintrittsstelle des Vas efferens (Ve). In 21c und d spaltet das tiefe eindringende Vas afferens (Vac) das primäre Malpighische Körperchen in zwei Teile. Der breite Spross (Sp^2, vgl. Fig. 15) schmiegt sich der lateralen Wand des dorsalen Malpighischen Körperchens eng an. In Fig. 21c—f tritt dorsolateral von MK^1 ein neues Malpighisches Körperchen (MK^2, vgl. auch Fig. 15) auf.

Fig. 22a—d. Abbildungen von vier aufeinander folgenden Schnitten aus dem Genitalteil desselben Embryos wie in Fig. 21 bei gleicher Vergrösserung. In Modell I, Fig. 15 sind diese Schnitte von der mit ** bezeichneten Stelle an abwärts körperlich rekonstruiert. Man sieht, wie das Vas afferens (Va^2), das ein schmaler Ast des in Fig. 21 dargestellten Vac (vgl. auch Fig. 15) ist, sowohl einen Teil von MK^1 wie MK^2 versorgt.

Fig. 23a—b. Abbildungen 2 Schnitte aus dem vordersten Teil des III. Urnierenabschnittes von einem 4 Tage 20 Stunden alten Embryo. Leitz: Ok. 0, Obj. 5, Tub.-L. 140 mm, auf die Hälfte verkleinert. 23a und 23b sind durch drei nicht gezeichnete Schnitte getrennt. In 23a ist eine aus dem nephrogenen Gewebsstrang differenzierte sekundäre Anlage (Ha^2) und ein grosses ungeteiltes Malpighisches Körperchen (MK) zu sehen. In Fig. 23b beginnt eine sich entwickelnde Scheidewand (Sw) MK in zwei Teile zu spalten.

Fig. 24. Abbildung eines Schnittes aus dem III. Urnierenabschnitte eines 4 Tagen 9 Stunden alten Embryos. Leitz: Ok. 0, Obj. 5, Tubuslänge 140 mm. Sie zeigt primäre, sekundäre und tertiäre Anlagen. Das sekundäre Malpighische Körperchen (MK^2) ist gekammert. Das zugehörige Vas afferens (Va^2) ist ein Ast des grossen primären Gefässes (Vac).

Die Figg. 15, 16, 17 sind für die Reproduktiou auf $^1/_3$, die Figg. 23a, 23b und 24 sind auf $^1/_2$, die Figg. 3, 4a—d, 18a—d, 19a—f, 20a—c, 21a—f, 21a—d sind auf $^2/_3$ verkleinert.

Über den Schultergürtel der Teleostier.

Von
B. Haller,
a. o. Professor der Zoologie an der Universität Heidelberg.

Hierzu Hafel XVI und XVII und 6 Textfiguren.

Der primäre knorpelige Schultergürtel erfährt ausserhalb der Selachier in der Gruppe der Ichthyden dadurch Veränderungen, dass Hautknochen ihm anlagern. Es sind das an jeder Seitenhälfte zwei Knochenplatten, die am knorpeligen Schulterbogen sich bei verschiedenen Abteilungen ungleich verhalten. Unter den Dipnoern nimmt der ventralwärtige Knochen die ventrale Seitenhälfte am primären Bogen ein, doch berühren sich diese Knochen der beiden Seiten medianwärts nicht, vielmehr besorgt die mediane Verbindung noch der primäre Schnltergürtel.

Jener Knochen führte früher den Namen „Infraclaviculare", jetzt heisst er nach Gegenbaur (3, 4) „Clavicula". Die zweite, diese Clavicula von dorsalwärts berührende Knochenplatte, die ehemalige Clavicula, ist jetzt Gegenbaurs Cleithrum.

Gegenbaurs Clavicula und Cleithrum sind getrennt von einander bei Ceratodus, sekundär verwachsen mit einander bei Protopterus. Von diesem Verhalten bei Dipnoern bis zu jenem, bei dem die mediane Verbindung der beiderseitigen Schultergürtelhälften nicht mehr durch den primären knorpeligen Schultergürtel, sondern durch die Claviculae besorgt wird, ist nur ein Schritt, da schon bei den Dipnoern die medianen Enden der Claviculae sich beinahe berühren. Es berühren sich dann die Claviculae bei Acipenser. Hinter ihnen liegen die Cleithra, lateral die dorsale Hälfte des Schulterbogens einnehmend. Ein weiterer Schritt zeigt sich dann darin, dass bei Polypterus die vorderen Enden der Cleithra oberhalb der Clavicula nach vorne wachsen, um sich dann vorne, an der medianen Berührungsstelle der letztern beinahe zu berühren.

Es erblickt dann Gegenbaur in dem Verhalten bei Polypterus einen Zustand, der hinüberführen würde zu jenem, bei dem die mediane Verbindung am Schultergürtel nur die Cleithra besorgen, wodurch die Fischclavicula überflüssig wurde

und sich rückbildete. Damit würde dann der Teleostierzustand erreicht worden sein, bei dem dann die Clavicula vollständig fehlt. Diesen Zustand weist aber bereits Amia auf. Es hat sich dann nach Gegenbaur vom primären, also knorpeligen Schultergürtelbogen, der sich bei Acipenser noch völlig erhält, bei Amia nur ein reduziertes Stück erhalten, an dem der vordere Fortsatz, das „Procoracoid“ fehlt. An diesen Zustand würde dann nur ein Teil der Knochenfische anschliessen, jener nämlich, bei dem der hintere Coracoidfortsatz fehlt „oder nur als eine mit dem Procoracoid verschmolzene Kante darstellt, die niemals die Clavicula erreicht“, wie bei der Gruppe der Siluroiden u. A. (2, pag. 120). Der, mit sehr langem, fast mit seiner ganzen Länge der Clavicula anlagernde Fortsatz der Siluroiden wäre dann ein anderer Zustand, welchen überall später (4) Gegenbaur für sekundär erklärt hat.

Bezüglich der Verbindung der Brustflosse mit dem Schultergürtel werden, wie ich dies hier betonen möchte, zwei Möglichkeiten angegeben. Bei Polypterus entstehen an der Gelenkfläche des knorpeligen Schultergürtelteiles zwei Ossifikationen, die das Gelenk umfassen, ohne dass hierzu etwas von der Flosse aufgenommen worden wäre. Der zweite Fall ist der bei Amia. Hier befindet sich medianwärts an dem nun einheitlich knöchernen Cleithrum eine durchaus knorpelige Platte, mit ersterem artikulierend. Es ist dies etwas dem Cleithrum Fremdes und da sie mit einem Flossenstamm, an dem sich die Radien lateralst uniserial angliedern, artikuliert und sogar einem Radius noch zur Artikulation dient, entspricht sie meiner Ansicht nach einem Basale und dem Coracoid, also dem primären Schultergürtel. Ersteres ist nun die einheitlich knorpelige Skapularplatte.

Diese Skapularplatte vererbte sich auf die Teleostier und fällt ihr hier sogar insofern eine höhere Rolle zu, als an ihr zwei Ossifikationen in grösserem Umfange auftreten, die Scapula und das Coracoid bildend. Beide zusammen haben direkten Anschluss an die, wie seit Rathke (11), Vogt (14) und Mettenheimer (9) bekannt, selbständig sich anlegende frühere Clavicula, dem jetzigen Cleithrum.

Seit Mettenheimer, Marcusen (8) und Anderen war schon an manchen primären Schultergürteln, d. h. am Scapula-Coracoid eine Spange bekannt, welche sich etwas ungleich ver-

hält. Während sie nämlich bei Salmoniden (Salmo fario nach Parker) und Clupeiden dem Coracoid unterhalb des Skapularloches aufsitzt und dann nach oben frei ausläuft, ist sie bei anderen, wie u. a. bei Mormyrus und Cyprinoiden, bogenförmig, wobei ihr oberes Ende nicht mehr frei endigt, sondern sich an die Skapula anlehnt. Diese Spange hält Gegenbaur hoch, indem er sie mit einem Teil des Bogens, der die grosse Öffnung am knorpeligen Schultergürtel von Acipenser begrenzt, für homolog erklärt. Es wären dann nach Gegenbaur drei Ossifikationen, wenigstens bei einem Teil der Teleostier am Skapula-Coracoidstück zu unterscheiden: das Procoracoid, seine Spange und die Skapula. An dieser Ansicht bezüglich der Spange hält Gegenbaur bezüglich der Physostomen auch zuletzt noch fest (4, pag. 473), indem er sie von Befunden bei Ganoiden herleitet.

Wie es dann Swirski (12) zuerst zeigte, legt sich sowohl die Skapula als auch das Coracoid an einer Knorpelanlage ontogenetisch an, welche Knorpelanlage ausschliesslich den primären Schultergürtel darstellt, da das Cleithrum ohne Knorpelunterlage entsteht.

Unter diesen Umständen schien es mir wünschenswert festzustellen, was ontogenetisch sich vom primären Schultergürtel bei den Teleostiern erhält, welches ja noch bei den Knorpel-Ganoiden, die wir ja als Vorfahren der Teleostier betrachten, in vollem Umfange sich bei dem entwickelten Tiere findet; dann aber auch nach der Beantwortung der Frage zu streben, in welcher Beziehung die einzelnen Teile des Teleostierschultergürtels mit jenen der Acipenserinen stehen.

Zur Beantwortung dieser Frage schien es mir am gebotensten, die larvale Ontogenese bei irgend einem alten Teleostier zu verfolgen, wo nach den anatomischen Befunden primärere Zustände sich erhielten, als bei jüngeren. Hierzu wälte ich die Forelle, um so mehr, als mir davon reichliches Material zur Verfügung stand. [1])

Swirski (l. c.) hat bereits einen ähnlichen Versuch zu einer Zeit gemacht, als im allgemeinen die Zustände weniger geklärt waren, wie heute. Er verfolgte die Ontogenese des Schultergürtels bei dem Hechte, und es liegt zum Teil an dieser

[1]) Aus der rühmlichst bekannten Fischzuchtanstalt des Herrn Fr. Dill, wofür ich ihm auch an dieser Stelle bestens danken möchte!



jüngeren Teleostierform, dass er zu einem weniger klaren Bilde gelangte.

Nach Swirski — die Ontogenese des Cleithrums hat er nicht untersucht — legt sich der knorpelige Schultergürtel jederseits in Form einer senkrechten Spange an, die basalwärts einen nach kaudalwärts gerichteten Fortsatz, den Coracoidfortsatz besitzt. An der oralen Seite dieser Stelle entsteht dann ein selbständiges Knorpelstück, das aber bald darauf mit der senkrecht gestellten Spange an genannter Stelle verwächst. Es ist dies der „Procoracoidfortsatz". Indem sich dann die so entstandene Anlage weiter vergrössert, gelangen beide Coracoidfortsätze zu mächtiger Entfaltung. Erst später beginnt der Coracoidfortsatz seine Rückbildung, indessen die andere Anlage sich mächtig erhält. Mit der Vergrösserung der ganzen Anlage, die nun die Form einer Platte hat, erleidet der Coracoidfortsatz jene Reduktion, die er auch bei dem völlig entwickelten Tiere aufweist. Nun erfolgt die Verknöcherung, die an den vorderen Teilen zuerst auftritt.

Es gehört somit nach Swirski das Coracoid zu den frühesten sich anlegenden Teilen des Schultergürtels, das erst später eine Reduktion eingeht. Homolog soll es sein mit dem ventralen Bogenabschnitt der Selachier. Anders steht es mit dem Procoracoid, das eine spätere Bildung ist. Eingeleitet schon bei Ganoiden, gelangt es zu hoher Mächtigkeit bei den Teleostiern, wobei das Bestreben obwaltet, sich mit dem der anderen Seite zu vereinigen. Zum Ende rückbildet es sich aber.

Swirski gegenüber betont Wiedersheim, dass das „Procoracoid" kein selbständiger Skeletteil ist, sondern ein kopfwärtiger Fortsatz der „Extremitätenplatte" und es handle sich auch später nicht um das Auswachsen jenes Fortsatzes, sondern um ein solches der ganzen Schulterplatte nach vorne und ventralwärts und es kommt dann Wiedersheim zu dem ganz richtigen Schlusse, dass „die so verlaufende Spange nichts anderes sei, als eine richtige Pars coracoidea, denn nie erfüllt sie sowohl in topographischem als morphologischem Sinne alle Bedingungen einer solchen" (15, pag. 179).

Es erblickt Wiedersheim in dem Coracoid Swirskis oder dem Postcoracoid ein Neuerwerb der Teleostier.

Meine eigenen Untersuchungen beginnen dort, wo der primäre, also knorpelige Schultergürtel bei der Regenbogenforelle

(Salmo irideus) fertig, somit das Knorpelgewebe völlig differenziert und durch ein Perichondrium abgeschlossen ist (Textfig. 1), also mit etwa dreiwöchentlichen Tierchen.

Wie Mazerationspräparate, wobei die Befunde an Quer- und Horizontalschnitten nachgeprüft wurden, zeigen, besteht der

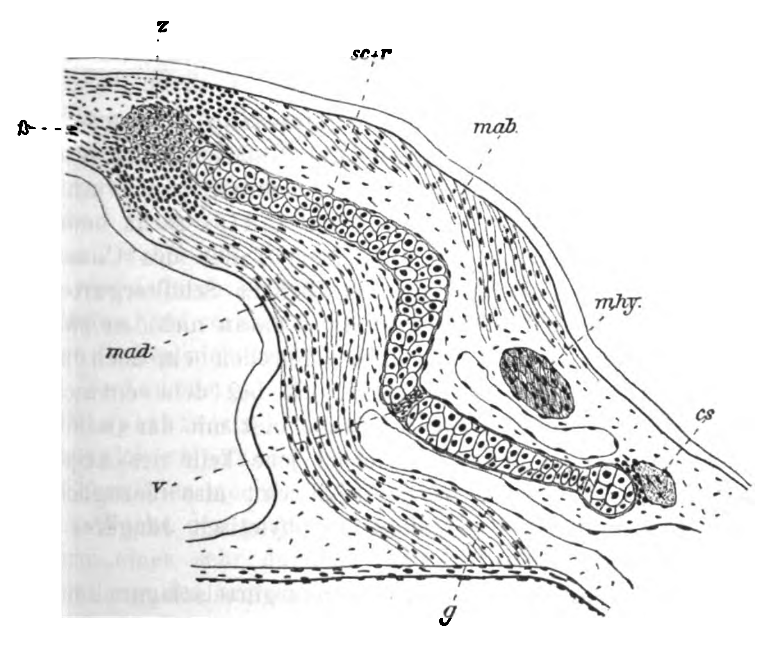


Fig. 1.

Horizontaler Schnitt durch die linke Brustflossenwurzel von einem dreiwöchentlichen Salmo irideus. cs = Cleithralspange, mhy = Bündel aus der hypobranchialen Muskulatur, mab = Musculus abductor, mad = Musculus adductor, fs = Flossenstrahl, z Endglied, sc + r = der noch mit der Skapula fest zusammenhängende Radius, v = Grenze zwischen Skapula und dem pirmären Schultergürtel g.

durchaus knorpelige, noch nirgends eine Ossifikation aufweisende Schultergürtel aus ein Paar fast horizontal gestellten breiten, doch kurzen Spangen (Fig. 1g), die sich ventralwärts berühren. An dem unteren Ende jeder dieser Spangen befindet sich jetzt bereits eine Nerven-Gefässöffnung. Diese zwei Spangen stellen zweifellos den primären Schulterbogen der beiden Seiten vor. Sie sind indessen reduziert, ihr dorsales Ende ist rück-

gebildet, denn infolge ihrer Kürze reichen sie nur bis zur Stelle, an der die Brustflosse ansitzt (Textfig. 2).

An der äusseren Seite glatt, zeigt jede der beiden Schultergürtelspangen an der medianen Seite je eine Längsleiste (Fig. 1 ol), die als Muskelansatz für das Bündel aus der ventralen Hypobranchialmuskulatur (Textfig. 2 hm) dient. Weder jetzt noch zu einer späteren Zeit zeigt diese Spange irgend einen Fortsatz, der mit dem Pro- und Coracoidfortsatze Swirskis beim Hechte vergleichbar wäre.

Im primären, knorpeligen Schultergürtel von Acipenser sind alle Teile des späteren Coracoids der Knochenfische, insoferne bei ihnen primäre Formzustände sich wahren, schon vorhanden, und Gegenbaur konnte (2, pag. 118, 119) recht beweisend den Vergleich zwischen den einzelnen Teilen des Coracoides, des Silurus glanis und dem des betreffenden Schultergürtelteiles von Acipenser durchführen. Darum ist daran nicht zu zweifeln, dass im einfachen Knorpelbogen der Forellen ein noch älterer phyletischer Zustand sich ausprägt, als bei dem entwickelten Tier, welch letzterer Zustand bei Salmo erst mit der Ossifikation erreicht wird, ohne dass der Knorpel jene Teile des Acipenserschultergürtes je zeigen würde. Es wird also bezüglich der knorpeligen Anlage bei Salmo etwas phyletisch Jüngeres übersprungen.

Jeder Hälfte des primären Schultergürtels lagert seitwärts und an seinem dorsalen Ende je eine nach dorsalwärts zu ausgeschweifte und darum etwa halbmondförmige Platte an (Fig. 1, sc). Es lagert nur der untere Rand der ventralen Plattenhälfte dem Schultergürtel an. Es erfolgt dies in diesem Stadium (Textfig. 2, sc) auf die Weise, dass der konvexe Rand der Platte in einer Rinne der Schulterspange hineinpasst. Freilich ist hier der Knorpel der Spange von jenem des Schulterbogens noch nicht getrennt, doch finden sich zwischen den grossen Knorpelzellen kleine, die dann, wie auch schon in etwas früheren Stadien (Textfigur 1, v), die Grenze genau bezeichnen. Ausserdem wird die Abgrenzung in späteren Stadien noch durch die Anordnung der Knorpelzellen kenntlich, denn während an der Grenzstelle die Knorpelzellen der Platte in nach lateralwärts zu gekehrten konkaven Bögen, also schalenförmig angeordnet sind, zeigen eine solche Anordnung jene des Gürtels nicht.

Jene dorsalwärts zu ausgeschnittene Platte ist die primäre Skapularplatte. Ihr sitzen bereits bei dreiwöchentlichen Tierchen die völlig abgegrenzten Flossen-Radien an; ventralst der mächtigste (Fig. 1, r), worauf dann zwei geringere folgen und auf diese zwei Knorpelstücke, die den vierten Radius darstellen. Den drei ersten Radien sind schon je zwei Endglieder (z) distalwärts angefügt. Während bei dreiwöchentlichen Tierchen dies so weit vorgeschritten ist (Textfig. 2), weisen etwas jüngere, etwa zweieinhalb Wochen alte Tierchen, noch eine geringere Entfaltung auf. Obgleich bei ihnen schon das Knorpelgewebe differenziert ist (Textfig. 1), sind die Radien von der Skapula noch nicht abgegrenzt, vielmehr bildet die Skapulaplatte mit den Radien noch ein völlig einheitliches Ganzes (sc + r), wobei die Grenze zwischen Radien und der Skapulaplatte nur dadurch gegeben ist, dass hier ein nach lateralwärts gerichtetes Knie vorhanden ist. Auch die Endglieder (z) sind noch von den Radien nicht abgegliedert. All dies ist um so mehr von Bedeutung, da die Grenze zwischen der Skapulaplatte und dem Schulterbogen jetzt schon gut markiert erscheint (v).

Schon hier möchte ich kurz erwähnen, dass bereits in der dritten Woche des postembryonalen Lebens die Cleithralanlage in Form eines sehr dünnen knöchernen Stabes (Fig. 1, cs) sich entlang des oralwärtigen Randes der Schultergürtelspange, bis fast zu deren ventralem Ende zieht, dem etwas verdickten Rande letzterer sich fest anlagernd.

Es verhält sich die Muskulatur zu dieser Zeit im allgemeinen zum Schultergürtel folgendermaßen. Von der ganzen dorsolateralen Seite der Schultergürtelspange, sowie auch noch von der inneren Seite der Skapulaplatte (Textfig. 2), entspringt die Lavatorengruppe (ml) der Flossenstrahlen (fs). Die ventro-laterale Seite der Schultergürtel-Spange, sowie zum Teil auch die laterale Seite der Skapulaplatte (sc) dient den Depressoren (md) der Flossenstrahlen zum Ansatz.

Mit Abschluss der sechsten Woche des postembryonalen Lebens, haben sich die Verhältnisse des ganzen Schultergürtes wesentlich verändert. Es ist dies die Folge der mächtigen Entfaltung des stets knöchern gewesenen Cleithrums, welches nun einen grossen Teil der Muskelinsertion für sich beansprucht.

Die Skapulaplatte (Fig. 2, sc) hat im ganzen immer noch dieselbe Form wie früher, doch ist ihr ventral von der Incisur sich findender Teil merklich vergrössert. Es hat die noch durchaus knorpelige Skapulaplatte insofern ihre Lage verändert, als sie nicht mehr seitlich der noch durchaus knorpeligen Schultergürtelspange (g) anlagert, sondern derem dorsalen Ende aufliegt. Es lagert nun die Skapulaplatte mit dem grössten Teil ihres unter der Incisur sich befindenden Rande dem Cleithrum (clt) an. Mit der Entfaltung des Cleithrums ändert somit die Skapulaplatte ihre frühere Stütze und gelangt von der Schultergürtelspange an das Cleithrum, dabei den Zusammenhang mit ersterer völlig wahrend. Die Schultergürtelspange hat ihre frühere Form etwas verändert, sie ist an ihrem dorsalen Ende breiter geworden, liegt aber mit ihrem ganzen oralen Rande dem Cleithrum noch fest an.

Die Zwischenstadien des primären Schultergürtels bis zum ersten Lebensjahre beziehen sich nur auf Wachstumsverhältnisse sowie auf gewebliche Veränderungen, so dass dieselben hier ruhig übergangen werden können.

Schon mit der sechsten Woche hat der primäre Schultergürtel seine definitive Lage zum Cleithrum eingenommen und in dieser Lage finden wir ihn auch bei dem Jährling.

Der unter der Incisur gelegene Teil der Skapulaplatte (Fig. 4, sc) hat sich noch mehr vergrössert, doch ist er bis zur Incisur noch völlig knorpelig, wobei der andere Teil, welcher eben die Incisur umgibt und an welchen von kaudalwärts die beiden oberen knorpeligen Radien sich anlegen, nun verknöchert. Bei Forellen in der sechsten Woche sind die Flossenstrahlen knöchern; sie umgreifen in bekannter Weise die knorpeligen Endstücke (Textfig. 2, z) und berühren (fs) auf diese Weise hier die Radien (r), ganz oben an der Stelle, wo sich die beiden verkürzten Radien für den obersten mächtigen Flossenstrahl (Fig. 6, fs) befinden, auch die Skapulaplatte. Es ist dann die Skapulaplatte hier schon verknöchert (Textfig. 3, A, sc) und die Verknöcherung schreitet von hier aus weiter vor, indem jetzt schon eine dünne knöcherne Beleglamelle (Fig. 16, sc) teilweise auch noch knorpelige Gebiete (sc[1]) überzieht. Der Prozess hat eine gewisse Ähnlichkeit mit der Verknöcherung von Röhrenknochen u. a. der Radien, insoferne, als der verknöcherte Teil der Skapulaplatte innen

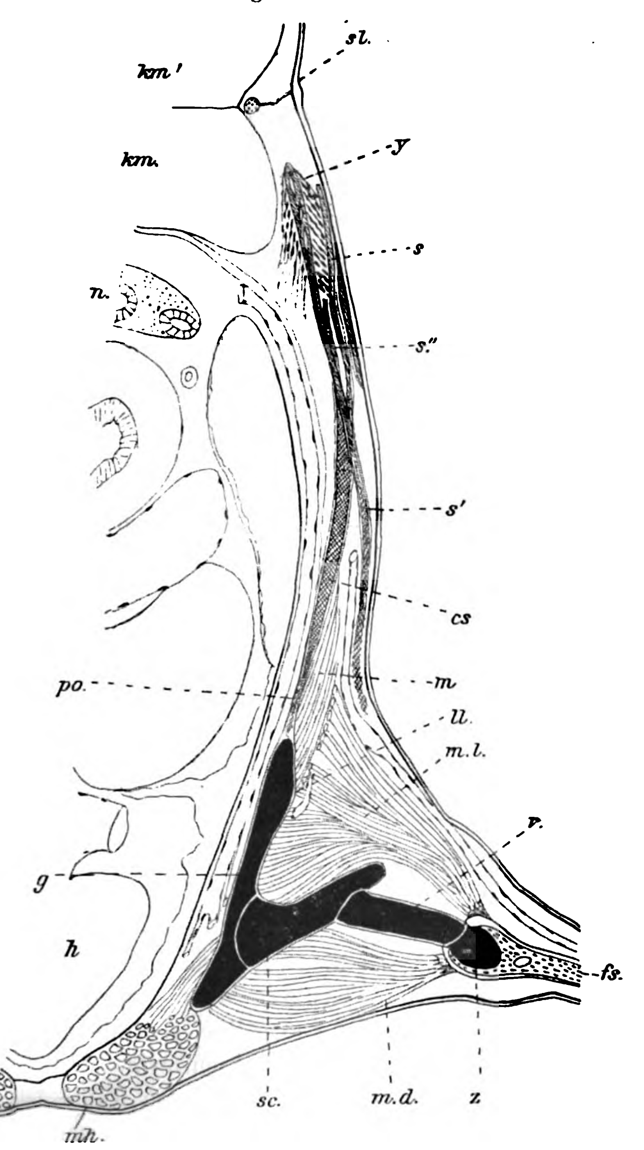


Fig. 2.

Querschnitt durch die linke ventrale Seitenhälfte eines etwa vier Wochen alten Salmo iredeus (das Knorpelige schwarz). sl = Seitenlinie, **km, km = Rumpfmuskulatur, n** = Niere, h = Herz, mh = Ende der Hypobranchialmuskulatur, **md = Musculus depressor**, ml = **Musculus levator**, m = **Muskulatur von der Rumpfmuskulatur her**, fs = Flossenstrahl, z = Endglied, **r = Radiale, sc = Skapula, g** = **primärer Schultergürtel**, ll = **dessen äussere Seite**, po = **jenes Ende der Cleithralspange, das an den Schultergürtel stösst**, cs = Cleithralspange, s. s'' = **deren beide oberen Enden**, s' äussere Spange, po = **Skleroblastenlage.**

durch ein Balkennetz eingenommen wird. Wichtig ist es also, dass die Verknöcherung der Skapulaplatte von distalwärts nach proximalwärts zu vorschreitet und zwar von den Flossenstrahlen aus. Dadurch erweist sie sich auch im verknöchernden Zustande dem Schultergürtel als fremd. Der knorpelige, dem Cleithrum anliegende Teil der Skapulaplatte ist unter der Incisur verdickt und lagert hier der Cleithralleiste an, in einer muldenförmigen Vertiefung dieser (Fig. 16, clt); weiter ventralwärts, wo die Cleithralkante vorspringt (Textfig. 3, A k), legt sie sich dieser an.

Wesentlich andere Zustände weist die Schultergürtelleiste später auf. Diese ist bei dem Jährling zum grössten Teile verknöchert. Nur ihr ventrales (Fig. 4, co) sowie ihr dorsales unterstes Ende, jenes nämlich, welches in der Nähe des untersten Radius liegt (Fig. 6, r), erhalten sich knorpelig. Form und Lage nach sind aber an der Spange wesentliche Veränderungen eingetreten. Dabei zeigt die dorsalwärts an die Scapula fest anliegende, hier stark verbreiterte Spange (Fig. 4, co) insofern ihre frühere knorpelige Form, als sie einen oberen und einen inneren Rand aufweist. Ersterer ist jener, der früher mit dem Cleithrum eng verbunden war (Figg. 1, 2), letzterer der innere Rand. Es hat die Spange somit eine nach dorsalwärts sich verbreiternde Schaufelform mit konkaver Innenfläche und mit einem ventralen knorpeligen Griff. Dabei hat sich jene früher weit ventralwärts gelegene Öffnung (Figg. 1, 2), nach dorsalwärts verschoben (Fig. 4).

Mit der Form hat die Spange aber auch ihre frühere Anlagerung an das Cleithrum (Figg. 1, 2) zum grössten Teile aufgegeben. Es hat sich die Spange nach oralwärts zu konkav gebogen und hat sich der frühere obere, dem Cleithrum fest angelagerte Rand bis auf das knorpelige ventrale Endstück vom Cleithrum abgehoben, sich von diesem entfernt. Der Zusammenhang mit dem Cleithrum entlang der oberen Kante ist aber insofern nicht ganz aufgehoben, als eine bindegewebige Lamelle (Textfig. 3, B fl) noch die Verbindung vermittelt.

Wie Tiere etwa von einem halben Jahre noch zeigen, war diese bindegewebige Platte eine dünne knöcherne Lamelle, sie war der Weg, den die Ossifikation vom Cleithrum aus auf den primären Schultergürtel hin nahm. Auch beim Jährling zeigt es sich dann (Textfig. 3, B), dass die

Ossifikation von vorne her einsetzte, da am unteren dorsalen Rande die Schulterspange noch knorpelig ist. Gleich wie an der Skapulaplatte wird auch diese Spange innen von einem Balkennetz ausgefüllt.

An jener dorsoventralen knorpeligen Stelle erfolgt bei etwas älteren Forellen eine weitere knorpelige Wucherung, wodurch an der Spange ein hinterer Kielrand entsteht, etwa mit der scharfen Seite eines Beiles vergleichbar. Die Ossifikation setzt sich aber in raschem Tempo in verästelter Form auf die knorpelige Platte fort, wodurch eine knöcherne, siebförmig durchbrochene dünne Platte ohne Balkengeäste im Innern entsteht (Figg. 5, 6, y). Die Form der Durchbrechungen zeigt den Weg, den die Verknöcherung nahm, deutlich an und sind dieselben keine runden Löcher, weder bei Salmo fario, irideus noch bei Salmo trutta wie sie C. Bruch (1) für Salmo salar abbildet.

Damit ist nun die definitive Form des knöchernen Gebildes, welches Gegenbaur als Coracoid bezeichnet hat, bei der Gattung Salmo erreicht (Fig. 5, 6, co).

Es hat sich somit aus dem primär knorpeligen Schultergürtel von Salmo durch Ossifikation vom Cleithrum her der „Coracoidknochen" gebildet ohne dass sekundäre Knorpelteile mit jener Spange, wie es Swirski für Esox angibt, verwachsen wären.

Auch darin, dass die Skapulaplatte ursprünglich dem knorpeligen Schultergürtel angehört hätte, muss ich somit Swirski und auch Wiedersheim widersprechen. Jene war diesem vielmehr fremd und gehört der freien Flosse an, wofür auch der Umstand spricht, dass ihre Ossifikation von dort aus ihren Anfang nimmt.

Es wird dann aus jener Platte die Skapula des völlig entwickelten Tieres. Dies erfolgt durch weiteres Wachstum auf die Weise, dass die Knochenplatte (Fig. 4) den durch die Incisur austretenden Nerven und Gefäss für die Musculi abductores der Flossenstrahlen völlig umwächst, gleichzeitig aber der Knorpel vom unteren Rande der Incisur sich über den oberen Teil des Knochenringes hinwegschlägt und diese ganz umwächst, nur dessen hinteren Rand freilassend (Figg. 5, 6, sc).

Dass das Cleithrum (oder die Clavicula der älteren Autoren) ursprünglich dem primären Schultergürtel fremd ist, war

schon Rathke, Vogt und Mettenheimer klar. Swirski beschreibt die erste Anlage des Cleithrums als einen Strang, dem auf den Seiten Osteoblasten anlagern. Nach Wiedersheim (15, pag. 176, 182) gelangt das Cleithrum (für ihn Clavicula) in zwei Ossifikationspunkten zur Anlage, welche etwas oberhalb der späteren Verbindungsstelle des Schultergürtels mit der freien Extremität, dicht unter dem Corium lagern. Der eine von ihnen liegt dorsal vom andern bei Salmo salar. Über ihnen ist die Oberhaut höckerig.

Es sind die Ossifikationszentren hinter einander liegende, mit konzentrischen Osteoblastenlagen umgebene Knochenkerne. Bei Embryonen reicht die knöcherne Spange nur bis zum proximalen Rand der „Extremitätenplatte" und fehlt ventral an ihr Später, wenn die knöcherne Spange nach ventralwärts wächst, setzt sie dem Schulterbogen-Knorpel dorsalwärts ein Hindernis entgegen, der sich darum dort nicht weiter zu entwickeln vermag. Die beiden knorpeligen Schulterbogen, oder nach Wiedersheim die ganze „Extremitätenplatte", berühren sich ventralwärts nicht bei Salmo salar, Esox und Labrax.

Doppelt ist die Knochenspange (Cleithralspange mihi) nur bei Esox, welche durch osteoblastisches Gewebe zusammenhängen und die wie auch sonst nach oben und unten anwachsen sollen, ventralwärts allmählich den Knorpel verdrängend.

Ich habe nun ihre ontogenetische Entfaltung bei Salmo irideus verfolgt und bestätige jene Auffassung.

Bereits bei jungen Forellen mit Dottersack (Textfig. 4) erkennt man — nicht bei allen Individuen mit gleicher Klarheit — unterhalb der Seitenlinie (sl) gleich hinter dem Operkularapparat eine kleine Einsenkung (g), die pigmentfrei ist. Etwa bei drei Wochen alten Forellen sieht man schon zwei, eine laterale noch ganze kurze (s') und eine mediane (s), dünne Knochenspangen (Fig. 13), sich von dieser epithelialen Einsenkung (g) aus im Unterhautbindegewebe ventralwärts bis etwa in die Nierengegend ziehen. Schon etwas später zeigen diese Knochenspangen, die sich indessen ansehnlich nach ventralwärts zu verlängert haben, oben an ihrem Beginne eine kleine Biegung nach oralwärts zu machen, was wohl durch das Wachstum der dorsalen Körperhälfte nach vorne zu erklärbar sein wird. Daher kommt es dann, dass auf Querschnitten die Knochenspange nicht ihrer

ganzen Länge nach getroffen werden kann, ihr oberstes Ende auf dem Querschnitte fehlt (Textfigur 2). Bei etwa fünf- bis sechswöchentlichen Forellen sind dann die beiden Knochenspangen (s—s") mit ihren unteren Enden weit ventralwärts zu, in die Gegend des primären Schultergürtels gelangt. Es ziehen dann beide Knochenspangen in der angegebenen Weise nach ventralwärts, von der Grube an der Seitenlinie aus sich von der Epidermis entfernend und diese Lage bis unten beibehaltend.

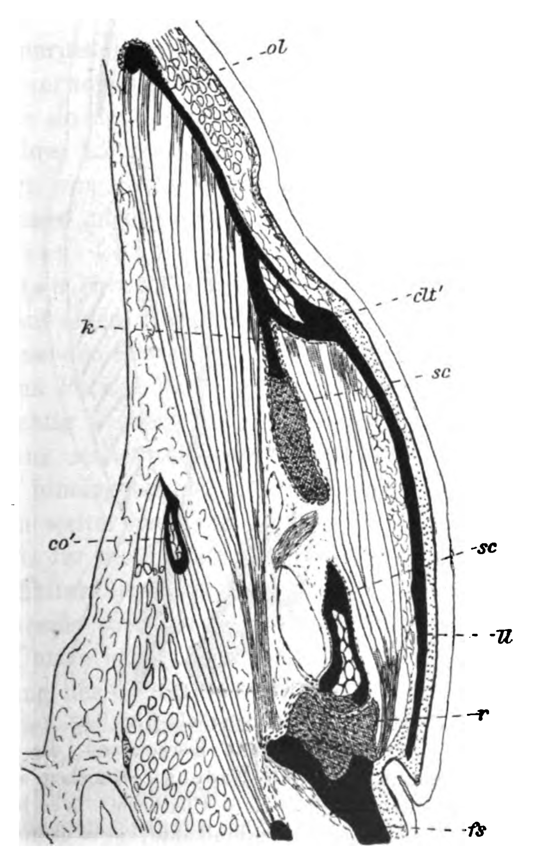


Fig. 3 A. (Schnitt höher als Fig. 3 B.)
Horizontaler Schnitt durch die rechte Körperwand die Flossenwurzel treffend von einem jahralten S a l m o i r i d e u s, Knochen schwarz. clt = Cleithrum, fs = Flossenstrahlen, r = Radiale, sc = Skapula, k = Cleithralkante, ol = obere, ll = laterale Lamelle des Cleithrums, co' = innerer Muskelfortsatz des Coracoids.

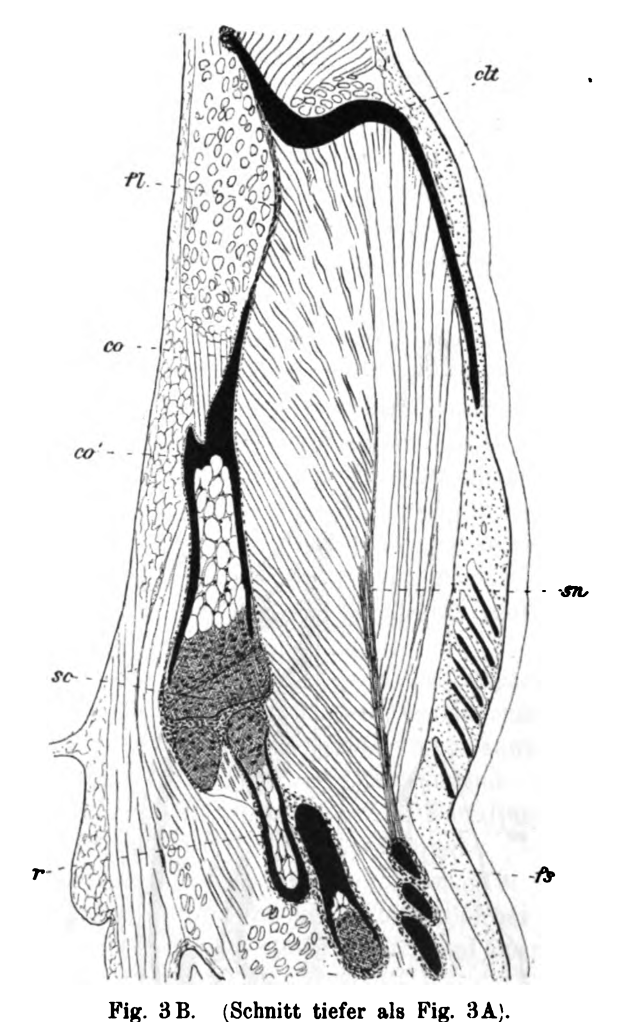


Fig. 3 B. (Schnitt tiefer als Fig. 3 A).
Horizontaler Schnitt durch die rechte Körperwand die Flossenwurzel treffend von einem jahralten Salmo irideus, Knochen schwarz. co = Coracoid, fl = Bindegewebslamelle, clt = Cleithrum, fs = Flossenstrahlen. r = Radiale, sc = Skapula, k = Cleithralkante, ol = obere, ll = laterale Lamelle des Cleithrums, co' = innerer Muskelfortsatz des Coracoids, sn = Sehne.

In diesem Stadium erweist sich nun die äussere Spange mächtiger. Sie kann sich oben sogar gabeln und dann mit zwei Gabelästen unterhalb der Grube enden, doch ob dies der gewöhnliche Fall ist, möchte ich unentschieden lassen. Unter-

halb der Nierengegend kreuzen sich die beiden Spangen; die ursprünglich lateralere gelangt dann nach innen zu von der andern. Die nun laterale Spange hört etwas oberhalb vom Schultergürtel auf und entfaltet sich auch nie weiter bei der Forelle; sie liegt ziemlich oberflächlich stets im Unterhautbindegewebe (Fig. 1 und Textfigur 2 s').

Anders verhält sich die innere Spange. Diese (cs) zieht bis an den primären Schulterbogen (g) und legt sich an dessen obere Kante an und bei sechswöchentlichen Tieren ist sie von hier aus stets in gleicher Lage (Textfigur 1 cs) bis zum ventralen Ende des knorpeligen Schultergürtelbogens gelangt (Fig. 1 cs).

Bisher verwendete diese Knochenspange, die Cleithralspange, wie sie von nun an heissen möge, ihr Wachstumsenergie lediglich zu ihrer Längsausdehnung. Mit der zeitlichen Vollendung dieser erfolgt von ihr aus ein anderer Prozess. Es entfaltet sich die Spange nicht nur in ihrer Breite, sondern beginnt ihrer ganzen Länge nach von ihrem Periost aus Osteoblasten in den primären Schulterbogen zu entsenden. Auf einen etwas schräggeführten Querschnitt habe ich diesen beginnenden Prozess getreulich abgebildet (Fig. 15). Wir sehen da vom Periost der Cleithralspange (cs) aus die Skelettoblasten mächtig wuchern, das Perichondrium (pch) des primären Schulterbogens stellenweise auflösen und dann in das Knorpelgewebe (k) hineingelangen. Ich habe den Prozess der Ossifikation dann weiter nicht verfolgt, da es mir ja durchaus genügt den Nachweis für die bereits oben erörterte Verknöcherung des primären Schultergürtels vom Cleithrum aus, die Bildung Gegenbaurs Coracoids von dort aus nachzuweisen.

Alles Übrige bezüglich der Cleithralspange bezieht sich auf die Ausbildung des Cleithrums und möge später unten besprochen werden, da ich zuvor die Entstehung der beiden Knochenspangen erörtern möchte.

Schon die Einsenkung des Epithels an der Stelle, wo die beiden knöchernen Spangen beginnen, noch mehr aber das feste Anliegen der Osteoblastenanlage um die oberen Spangenenden an die Epidermis, die wie ein Zapfen aus dem Grubenboden nach unten ragt (Fig. 13), muss schon bei Betrachtung mit schwachen Systemen den Zusammenhang mit der Epidermis vermuten lassen. Denn warum die Einsenkung (g) gerade hier?

Obgleich ich die Auswanderung der Skelettoblasten aus dem Ektoderm bei der Schuppenbildung von Acanthias aus eigener Anschauung kenne und so im Prinzip die Klaatsch'sche Ansicht (7) darum immer geteilt habe, so war ich doch der Meinung, dass eine solche Auswanderung bei jungen Formen aufgehört haben wird, besonders dort wo die Schuppenbildung nicht mehr direkt inbetracht kommt. Dies wird wohl im allgemeinen auch der Fall sein, denn die Fähigkeit Skelettoblasten zu erzeugen, ist eben vom Ektoderme aus dem Mesoderme übertragen worden. Doch besteht wenigstens ausnahmsweise noch so etwas, davon habe ich mich, so sehr es mich auch überraschte, bei Amphibien überzeugen müssen (5, pag. 532). Darum war es nicht mehr so überraschend, als ich hier bei der Forelle eine massenhafte Auswanderung von Skelettoblasten aus der Epidermis auffand. Immerhin war ich schon wegen der grossen Gegnerschaft, die sich Klaatsch gegenüber bezüglich dieser Auswanderung von Skelettoblasten aus der Epidermis zeigte, vorsichtig bei der Beurteilung des Gesehenen. Meine Präparate sind teils mit Formol, teils mit Sublimat gehärtet worden und ich verlegte mich nur auf jene Schnitte, bei denen die unter rechtem Winkel auf die Epithelfläche geführte Schnittrichtung unzweideutig war.

Ein solcher horizontal, also parallel mit der Körperlängsachse geführter Schnitt, ist jedenfalls der auf Figur 14 mit Hülfe der Camera wiedergegebene. Auf diesem Schnitt sieht man die äussere Spange (s') mit ihrem oberen Ende fast der Basalmembran (mb) anliegen, diese liegt ihm direkt auf. Auf einem nach dorsalwärts folgenden Schnitte lag zwischen beiden eine Pigmentzelle. An der Stelle, wo der äussere Rand der Spange in den inneren übergeht, hört aber die Basalmembran plötzlich auf. Auf der entgegengesetzten Stelle, — nicht ganz an der Stelle wo die vordere Wand der Grube aufzusteigen beginnt, sondern noch etwas in der Grube selbst — lagen Pigmentzellen (pz) unter der Basalmembran, diese hörten in der Grube gleichzeitig mit der Membran auf. Es findet also eine Unterbrechung der Basalmembran am Boden der Grube statt, doch wie ich mich an Schnittserien überzeugen konnte, erstreckt sich diese Unterbrechung nicht auf den ganzen Bodenteil der Grube, sondern nur auf das Zentrum des Bodens. Dies möchte ich ausdrücklich betonen, denn schon auf dem zweiten oder dritten Schnitte der

Serie kann die Membran sich über die Grube hinwegsetzen und fehlt dann auf dem Schnitte die Unterbrechung. Überhaupt ist nur eine tadellose Serie von möglichst dünnen Schnitten bei der Kontrolle maßgebend. Ferner darf das Alter des Tierchens nicht drei und eine halbe Woche überschritten haben, denn bei älteren ist die Membran auch am Boden der Grube völlig geschlossen.

Über dieser Durchbrechung nun findet eine lebhafte Vermehrung der Epithelzellen der Keimlage statt, obgleich ja diese Lage noch lange nicht so ausgesprochen sich von den oberen Zellen des Epithels abhebt, wie bei dem entwickelten Tiere. Es entstehen dann als Teilungsprodukte jener Zellen eine grosse Zahl von Skelettoblasten, welche (z) zapfenartig in das Unterhautgewebe hineinragen. Unter dem Zapfen befindet sich das verbreiterte obere Ende der inneren Spange (s). Der Skelettoblastenzapfen liegt fest der Spange nach aussen an; an den beiden,

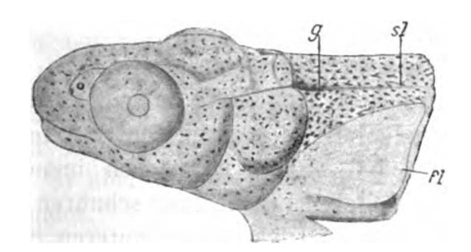


Fig. 4.

Vorderes Ende eines etwa drei Wochen alten Salmo irideus. fl = Brustflosse, sl = Seitenlinie, g = Grube im Körperepithel.

dem Zapfen angrenzenden Rändern aber greifen die Skelettoblasten, im Gefüge locker werdend, auf die innere Seite der Spange über. Sie bilden dann um die Spange eine periostale Hülle (po) und innerhalb der Hülle liegen Osteoblasten, von denen eine Lage der inneren Spangenseite fest anlagert. Die zwischen dieser und dem Perioste gelegenen haben bereits auch spärliche Zwischensubstanz abgeschieden. Weiter habe ich den Ossifikationsprozess nicht verfolgt.

Es bildet dann die Osteoblastenlage eine Scheide um die oberen Enden der Spangen (Fig. 13, z'), welche dann nach ventralwärts in das umliegende Gewebe allmählich übergeht und dann

um das Periost dic Spangen nach ventralwärts im Wachstum begleitet.

Die Resultate zu denen ich also gelangt bin, bezüglich der Cleithralentwicklung lauten: Es legen sich unterhalb der Seitenlinie gleich hinter dem Operkularapparat, aus einer epithelialen Einsenkung zwei knöcherne Spangen an, die dann nach ventralwärts wachsen bis zu dem primären Schultergürtel. Hier angelangt kreuzen sie sich und die früher laterale Spange wird zur medianen, erreicht den primären Schulterbogen und legt sich ihm fest an ihrem oralwärtigen Rande an. In gleicher Lage wächst diese Spange ventralwärts bis zum Ende des primären Schulterbogens. Indem dann diese Spange die Osteoblasten für den auf dem primären Schulterbogen sich entfaltenden Coracoid abgibt, entfaltet sich die Spange zum Cleithrum und besitzt das Cleithrum selbst somit nie eine knorpelige Unterlage.

Die innere Spange (Fig. 1, s') besteht zu dieser Zeit aus einem oberen verdickten Ende und einem säbelförmigen Fortsatz, der oben und hinter dem primären Schultergürtel anliegt. Die Cleithralspange (cl) endigt jetzt oben immer gabelförmig.

Während der weiteren Entwicklung schnüren sich die oberen Enden der beiden Spangen von ihren unteren Stielen ab. Das frühere obere Ende der Cleithralspange wächst etwas weiter nach vorne bis in die Occipitalgegend des Schädels und lagert dieser gabelig geteilte Knochen mit dem vorderen Gabelaste, dem nach hinten gerichteten und etwas nach ventralwärts geneigtem Fortsatz des Os squamosum an. Das ventrale Ende dieser Gabelspange liegt jetzt dem oberen Ende des verbreiterten Endes vom abgeschnürten Teil der anderen Spange fest an, und diese platte Spange ihrerseits legt sich dem dorsalen Ende des nun mächtiger gewordenen Cleithrums (Fig. 2, clt') an.

Es sind somit die beiden abgeschnürten Enden der beiden Spangen zu den beiden bekannten Supracleithralknochen geworden (Fig. 5, sk, sk'), welche bekanntlich die Verbindung des Cleithrums mit dem Schädel versehen.

Inzwischen hat das Cleithrum in seiner Entfaltung grosse Fortschritte gemacht. Es besteht nun (Fig. 2) aus einem mittleren

Kantenteil (k) und zwei diesem angewachsenen Lamellen: der oberen (ol) und der lateralen Lamelle (ll). Jener Kantenteil, den ich den Kiel nennen will, ist der ursprüngliche Teil; von ihm haben sich die beiden als Muskelansatz dienenden Lamellen (Textfigur 3a, ol, ll) entfaltet.

Der Kiel reicht bis zum ventralen Ende des noch knorpeligen primären Schulterbogens (Fig. 2, g) und überragt bereits dessen ventrales Ende, dabei dort eine Verdickung aufweisend. Jetzt zeigt der Kiel zwei Knickungen, eine obere gleich hinter der Skapulaplatte (sc) und eine zwischen dieser und dem primären Schulterbogen (g). Die beiden Lamellen reichen zur Zeit nur bis etwas unterhalb der unteren Knickung, so dass der untere kleinere Teil des Cleithrums nur allein vom Kiel gebildet wird. Wir unterscheiden darum das dorsale Cleithralstück, welches bis zur oberen Knickung reicht, von dem ventralen. Ersteres ist zu dieser Zeit auffallend lang, viel länger als das ventrale Stück.

Wenngleich bei einjährigen Forellen die definitive Form des Salmonidencleithrums auch im allgemeinen erreicht ist, so ist doch noch immer ein Zustand vorhanden, der es von jenem des erwachsenen Tieres unterscheidet. Das dorsale Stück des Cleithrums (Fig. 3) übertrifft an Länge noch immer das ventrale um ein Bedeutendes.

Es hat sich der Kiel mächtig entfaltet, im dorsalen Abschnitt ist er breit, läuft nach oben in das verdünnte Ende (clt') aus, ist aber sonst mächtig, dabei aber nicht ganz kompakt, sondern schliesst (Textfigur 3, A) Hohlräume ein, die durch netzförmig angeordnete kompakte Teile begrenzt werden (Fig. 3, A). Er springt dann an der inneren Seite mächtig vor. An der ventralen Cleithralhälfte is er kompakt, bildet hier die Gelenkrinne (gf) für die Skapula und die ventrale Umrandung dieser Rinne sendet balkenförmige Verdickungen in die sonst dünne laterale Lamelle (ll). Am kräftigsten entfaltet er sich eben dort, wo vom Cleithrum der grösste dynamische Widerstand gefordert wird, an der Berührung mit der Clavicula. Von hier aus setzt sich der Kiel in eine scharfe innere Kante (k'') bis zu seinem Ende fort, wo diese am mächtigsten an jener Stelle ist, an der das ventrale Ende das Coracoids an das Cleithrum sich anlehnt (v). Die laterale Lamelle ist schon mächtig (ll), weniger die obere.

Wie schon angegeben ward, legt sich die Skapula nur mit ihrem dorsalen Rande in die Gelenkrinne (Fig. 16) mit dem mehr ventraleren Rande an die Kante (Textfigur 3 A, k) des Kieles.

Das Wachstum des Cleithrum geht, soweit nicht der Kiel inbetracht kommt, von den freien Rändern aus, also es erfolgt die Vergrösserung durch Apposition, wie hierfür die Cleithra junger Schellfische ein gutes Beispiel gewähren, wo die laterale Lamelle dies deutlich zeigt (Fig. 10).

Vergleichen wir nun das Cleithrum eines Jährlings mit jenem des erwachsenen Tieres.[1]) Vor allem fällt es auf, dass der dorsale Abschnitt des Cleithrums im Verhältnis zum ventralen auffallend verkürzt ist (Fig. 5) und dass die Breite des ganzen Cleithrums stark zugenommen hat. Es erscheint jetzt der dorsale Kielteil (k') kompakt und äusserst kräftig, der untere (k'') verhält sich wie ehedem. Es lagert nun der obere dorsale Rand der Skapula (sc), mit dem inneren Höcker des Coracoides (cl) dem Kiele an. Das ventrale mit einem Knorpelbelag versehene Ende des Coracoides stösst an das verdickte Ende des Kieles (v) und berühren sich hier die Coracoidea der beiden Seiten. Obere und untere Lamelle ziehen wie bei dem Jährling bis an das ventrale Ende des Kieles, wobei beide verhältnismässig breiter sind als ehedem. Besonders mächtig entfaltet hat sich die laterale Lamelle (ll), die wie ja bisher fest unter der Haut liegt. Es hebt sich das dorsale Ende der Lamelle dorsalwärts vor (c), was früher nicht der Fall war. An der Stelle, wo der dorsale Teil des Cleithrum in den ventralen umbiegt, befindet sich an der lateralen Lamelle bei Salmo trutta ein spornförmiger Fortsatz, der sich aus der Lamelle abgespaltet hat und den ich bei Salmo irideus und fario vermisse.

Bei sehr grossen Exemplaren von Salmo trutta haben sich am Cleithrum weitere Veränderungen vollzogen. Der ventrale Abschnitt ist nun viel länger als der dorsale (Fig. 7) und auch die obere Lamelle ist breiter geworden (ol). Der dorsale Kiel-

[1]) Die Abbildungen stammen allerdings von Salmo trutta, doch sind die Abweichungen zwischen dieser Forelle und Salmo irideus von so geringfügiger Art bezüglich des Schultergürtels, dass bei den uns hier interessierenden Verhältnissen der Vergleich ruhig durchgeführt werden kann. Die Abbildung der Verhältnisse von Salmo irideus hätte die Tafelzahl vermehrt und doch brauchte ich die von S. trutta.

teil (k') ist auffallend mächtig und geht um die Gelenkrinne (gf) in eine mächtige Verdickung über, deren Anfänge schon früher bestanden (Fig. 3). Der Sporn an der lateralen Lamelle hebt sich besser ab als ehedem.

Dann hat sich an dem dorsalen Ende der lateralen Lamelle ein Differenzierung vollzogen, die bei jüngeren Tieren nicht besteht. War schon bei jüngeren Tieren jenes Ende ansehnlich (Fig. 5, c) so wird es hier noch mächtiger und hat sich aus ihm medianwärts eine Knochenplatte abgespalten, wozu der lamellöse Bau der Lamelle geeignet ist. Diese Abspaltung erfolgte infolge stärkerer Muskelwirkung. Die kleine ovale Lamelle (Fig. 7, cd) hat sich aber nicht völlig abgetrennt vom Cleithrum, sondern hängt mit dem dorsalen Kielteil noch zusammen. Ich habe bei keinem der untersuchten drei grossen Exemplaren eine völlige Abtrennung feststellen können. Diese ovale Knochenplatte oder das Cleithroid, um ihr einen Namen zu geben, der ihre Abstammung ausdrückt, ist insofern von Wichtigkeit in seinem Verhalten zu dem Cleithrum, als sie die Genese einer Knochenplatte zeigt, deren Kenntnis bisher fehlte. Diese völlig freie Knochenplatte findet sich in ziemlich allgemeiner Verbreitung bei den Knochenfischen. In gleicher Lage zeichnet und beschreibt sie Parker in seinem grossen Werke (10, pag. 55, 56, Taf. XI, Figg. 7, 8) bei Salmo fario, wo sie sich vom Cleithrum abgetrennt hat und sogar in einen oberen und unteren Abschnitt (upper and lower postclavicle) sich gliedert, dann bei Amblylopus (pag. 45) u. A. Gegenbaur nennt sie „das accessorische Stück unbekannter Abkunft“. Er zeichnet sie u. A. bei Salmo salar (4, Fig. 301, A, t) ab in mehr ventralwärtiger Lage, sowie sie sich an dem auch von mir gesehenen Präparate findet. Denn es hat das Cleithroid bei vielen Knochenfischen seine frühere Lage aufgegeben, indem es weiter nach ventralwärts an die Biegungsstelle der lateralen Lamelle verschoben wurde und hier stets dem Cleithrum wie ehedem medianwärts anlagernd, doch nun in nächster Nähe der Skapula liegt. Ich führe hierfür Lucioperca an, wo ich es abgebildet habe (Fig. 12, cd). Es kann sich das Cleithroid auch viel mächtiger entfalten und dann verschiedene Form annehmen. Hierfür führe ich Tetrodon an, wo es eine lange säbelklingenförmige Form hat, sich in ein oberes und unteres Stück gliedert und weit ventralwärts ragt. Es ist das vordere

der beiden langen Knochen, die Parker abbildet (l. c., Fig. 4, c), während der hintere, wie wir gleich sehen werden, etwas ganz anderes ist.

Ich habe schon früher erwähnt, dass das untere abgegliederte Ende der früher einheitlichen medianen Spange bei Salmo (Fig. 1 und Textfigur 2, s'), eine postcleithrale Lage einnimmt. Dieser feine Stab findet sich in gleicher Lage auch bei älteren Tieren, ob er jedoch bei grossen Tieren nicht völlig verstreicht, vermag ich nicht anzugeben. In dieser schmächtigen Form besitzt ihn auch Esox. Er dient jedenfalls als Muskelansatz, doch da er noch lose liegt, ohne grössere stützende Bedeutung. Erst dort, wo er in irgend einer Weise sich dem Cleithrum anzulegen vermag, gelangt er zu einer höheren Bedeutung als Muskelansatz.[1])

Mit einem kleineren (Fig. 9, pc) oder grösseren (Fig. 12, pc) platten Vorsprung stützt sich dieser Knochen gerade an die hintere Ecke der lateralen Cleithrumlamelle (ll) bei vielen Teleostiern und gewinnt auf diese Weise von niederen Anfängen bei Salmo höhere Bedeutung. Er dürfte der hintere der beiden säbelklingenförmigen, durch Parker abgebildete Knochen von Tetrodon sein, doch für jeden Fall, da die in der Literatur aufgeführten Fälle mir aber aus eigener Anschauung nicht bekannt sind, möchte ich die Homologisierung nicht durchführen. Diesen bisher Namenlosen möchte ich das Postcleithrale nennen.

Kehren wir nun wieder zum Cleithrum zurück, so sehen wir, dass der ursprüngliche Zustand, nach welchem das dorsale Cleithralstück an Länge das ventrale übertrifft, mit den Salmoniden überwunden ward und auch bei ihnen nur im Jugendleben sich erhält. Überall wohin wir hinblicken, ist der ventrale Teil mächtiger und meiner Erfahrung nach sind es nur die Cyprinoiden, die hiervon eine Ausnahme machen (Fig. 11). Sonst aber übertrifft der ventrale Teil oft bedeutend an Länge den dorsalen, so u A. bei Gadus (Fig. 8—10), Lucioperca (Fig. 12) und Esox. Am meisten aber wohl nach Parker bei den Gobiden (l. c., pag. 45, ff.). Stets endet das Cleithrum dorsalwärts mehr weniger spitz als Muskelansatz. Es findet sich die laterale Lamelle, sowie die obere Lamelle überall vor, oft durch verschiedene

[1]) Sehr erwünscht wäre es freilich gewesen die Muskulatur der Brustflosse der Teleostier überhaupt ausführlicher zu verfolgen, doch dies hätte mich von dem gesteckten Ziele zu weit abgelenkt.

leistenförmige Vorsprünge, die Muskelansätze sind (s) modifiziert (Fig. 12), doch kann die obere von Anfang an sehr gering sein und später ganz verstreichen. Hierfür bietet Gadus aeglefinus ein lehrreiches Beispiel. Bei jungen Tieren schon (Fig. 10) ist die laterale Lamelle (ll) zwar mächtig, doch die obere (ol) noch am dorsalen Cleithralabschnitt eben angedeutet. Der Kiel (k) bildet dann den oralen Cleithralrand. Etwas anderes gestaltet sich die Sache bei Esox, wo zeitlebens am oberen Cleithralabschnitt die obere Lamelle fehlt und sie nur am unteren besteht, ventralwärts senkrecht wie immer zur Kielachse gestellt, dann aber weiter dorsalwärts in die horizontale Lage umbiegend und allmählich an der Gelenkrinne in dem Kiel verstreichend. Etwas ähnliches findet sich auch bei Lucioperca (Fig. 12), wo die sonst ansehnliche obere Lamelle (ol) an der Gelenkrinne mit dem Kiel verschmilzt.

Bei Gadus aeglefinus treten mit höherem Alter wesentliche Veränderungen am Cleithrum auf. Der geringe Rest der oberen Lamelle (Fig. 8, 9, ol) wird noch mehr reduziert und der Muskelansatz verlegt sich nun ganz auf die Kante (k), die infolge davon sich nicht nur im Bereiche der Gelenkrinne (gf) mächtig entfaltet, sondern am ventralsten Teil des Cleithrums zu einem mächtigen Abschnitt wird von kegelförmiger Gestalt (clt) und von fast rundem Querschnitt. Damit wird auch die laterale Lamelle (ll) zurückgedrängt auf die dorsale Hälfte des Cleithrums. Unter der Gelenkrinne gelangt es zu einer Kante (acl), welche als solche übrigens auch bei Lucioperca besteht (Fig. 12, acl).

Wollen wir nun einen Blick auf die Zustände der Skapula und des Coracoides werfen. Bei dem geschlechtsreifen Tiere der Gattung Salmo sind mit geringen Ausnahmen (Lepidotus) das mächtigste Coracoid vorhanden (Fig. 5, 6, cl), in der ganzen Abteilung der Knochenfische. Als ein mächtiger Knochen lehnt es sich dorsalwärts an den Skapulaknorpel an, mit ihm innig verwachsend. Es sendet nach kopfwärts zu einen mächtigen Fortsatz, der mit knorpeligem Überzug an das Cleithrum sich anlehnt, gleichzeitig aber auch mit dem der anderen Seite sich anlehnend verbindet. Ein ventrokaudaler, nach hinten zu zugespitzter Fortsatz an ihm ist sehr dünn und wie schon erwähnt durchlöchert. Drei Nervenlöcher finden sich am oberen Teil des Coracoids (Fig. 5), wobei die beiden unteren fest beiander liegenden auch

verschmelzen können (Fig. 6). Innen (Fig. 5) zeigt das obere, an dem Skapulaknorpel anstossende Ende des Coracoids zwei Muskelfortsätze, die dann, wie dies die Abbildung am besten vergegenwärtigt, auf die Skapula übergehen. Der innere dieser Fortsätze differenziert sich bei Salmo fario, sowie auch bei Clupea harengus, wo zwar das Coracoid sehr gross, doch sekundär umformt erscheint, wie wir dies von Parker her wissen, zu einem ansehnlichen Muskelfortsatz, den Parker als „Präcoracoid“ bezeichnet.

Diese Spange verhält sich, wie zu Beginn schon erwähnt wurde, bei vielen Physostomen (Mormyrus, Cyprinus u. A.) in soferne anders, als sie mit ihrem oberen freien Ende sich bogenförmig biegend, der Skapula anlagert. Es veranlasste dies Gegenbaur auf diese Spange einen grösseren phyletischen Wert zu legen als ihr zukommt. Er meint in der Spange den oberen Begrenzungsbogen zu erblicken bei Acipencer. Wie aber aus den Verhältnissen bei den Physostomen deutlich hervorgeht, entfaltet sich dieser Bogen zuerst bloss als unansehnlicher Muskelfortsatz bei Salmoniden (Fig. 5) und bleibt zeitlebens bei Salmo trutta in dieser Form. Wo er sich bei diesen Formen mächtiger entfaltet, endigt er auch frei und die Verbindung mit der Skapula tritt erst bei jüngeren Teleostierformen ein, wie unzweifelhaft die Cyprinoiden und Mormyriden im Vergleich mit den Salmoniden es sind. Es könne also der Zustand bei diesen nicht zum Vergleich mit dem Verhalten bei Ganoiden verwertet werden.

Dass dieser Fortsatz, wo er mächtiger wird, vom Coracoid sich abgliedert, ist noch kein Beweis für seine ursprüngliche Selbständigkeit, da dies ja aus vermehrter Muskelwirkung leicht verständlich ist, ich erinnere nur an das Cleithroid.

Es kommt jene Spange nach Swirski durch Verwachsung zweier Knorpelfortsätze, eines von der Skapulaspitze und eines anderen von der ventralen Seite des Skapulaloches zu stande. Dann finde ich mich auch mit Wiedersheim in vollem Einverständnis, der dies Spangenstück für ein inkonstantes und bedeutungsloses Skelettstück hält (l. c. pag. 176, 182).

Die Skapula der Salmoniden hat noch die meiste Ähnlichkeit mit jener der Clupeiden, was ja auch mit ihrer Verwandschaftlichkeit im Einklang stehen würde, allein die Skapula der Salmoniden, soweit es mir bekannt ist, ist umfangreicher. Sie hat bei der

Gattung Salmo eine schildförmige Gestalt mit nach lateralwärts zu konvexer Fläche und mit breitem ventralen Rande. Oral-, ventral- und zum Teil am kaudalen Rande ist die sonst knöcherne Skapula (Figg. 5, 6, sc) durch Knorpel umsäumt und somit bleibt nur der obere kaudale Rand vom Knorpel frei. Dieser Rand nun bildet nach ventralwärts zu einen geringen Muskelfortsatz (Fig. 5, m) und der Rand von hieraus setzt sich auf den Knorpel und mit diesem auf den inneren Muskelfortsatz des Coracoides fort. Inmitten der knöchernen Platte der Skapula befindet sich die grosse Nerven-Gefässöffnung.

Ich betrachte nach der Ontogenese bei Salmo die Skapula für ein dem primären Schultergürtel ursprünglich fremdes Gebilde, das höchstwahrscheinlich einem Basale noch entspricht. An dies Basale gliederten sich dann sekundär die Radien an, womit der bei Acipenser, weniger bei Amia, noch mächtigere Flossenstamm bei den Teleostiern völlig in Wegfall geriet. Dabei nehme ich an, daß die Skapula noch als knorpeliges Stück sich bei Acipenser, Polyodon und Amia sich dem primären Schultergürtel bereits angeschlossen hat. Dann könnte man die grosse Skapulaöffnung bei Acipenser und die kleinere doch an gleicher Stelle bei Amia gelegene nicht mit einem der Löcher am Schulterbogen der Selachier vergleichen, wie dies Gegenbaur tat, sondern letztere mit jenen im Coracoid der Teleostier in Beziehung bringen.

Sämtliche fünf Radien[1]) artikulieren bei Salmo mit der Skapula, wie dies schon erörtert wurde. Dabei verfallen nur die zwei oberen Knorpelstücke, sowie ein Teil des dritten Radius von dorsalwärts auf die knöcherne Skapula, die andere auf den Skapulaknorpel. Das Coracoid ist somit von der Artikulation völlig ausgeschlossen.

Betrachten wir nun die Verhältnisse des Coracoids und der Skapula bei anderen Teleostiern, indem wir die Zustände von

[1]) Ich betrachte die zwei Knorpelstücke an die der oberste mächtige Flossenstrahl anstösst (Fig. 6) als zwei je einem Radius ebenbürtige Stücke, die ohne Ossifikation bleiben und verkürzt sind. Darauf weisen die Zustände der Clupeiden hin, wo sich noch fünf Radien befinden.

Salmo als die primärsten zu Grunde legen, wofür wir ja schon wegen der übrigen Organisation, die uns die Salmoniden als die ältesten unter den Knochenfischen erkennen ließ, berechtigt sind.

Gegenbaur ist der Ansicht, daß die höhere Entfaltung des Coracoids der Knochenfische einen sekundären Zustand darstellt. Nachdem er gleich Swirski in der Skapula und dem Coracoid den „Rest des primären Schultergürtels“ erblickt, fährt er fort „Während in der Regel dem skapularen Anteile das grössere Maß der Verbindung mit der freien Gliedmasse zufällt, und das Coracoid in einzelnen Fällen von jener Artikulation nicht oder nur wenig beansprucht ist, kommt demselben in seiner ventralen Fortsetzung eine neue Bedeutung[1]) zu“ (4, pag. 474). Diese besteht darin, dass das Coracoid einen bogenförmigen Fortsatz gegen das Cleithrum entsendet, „welcher das Cleithrum früher oder später erreicht (Scomberoiden) und sich bei anderen sogar bis zu dessen medianer Verbindung erstrecken kann.“ Auf diese letzte Aussage hin werden dann beigegebene Abbildungen hierfür von Salmo salar und Lepidotus zitiert. Hierauf fährt Gegenbaur fort: „Dann ist dem Coracoid durch Vereinigung mit dem andersartigen ein Teil der Stützfunktion für den gesamten Schultergürtel übertragen, wobei das Cleithrum in seiner erworbenen Bedeutung gemindert wird.[2])

Nun ist in vorliegender Abhandlung dargestellt worden, dass nur das Coracoid sich am primären, gewiss schon reduzierten Schulterbogen anlegt und zwar von der Cleithralspange her; dass ferner das Coracoid den ganzen Schultergürtel okkupiert und so ursprünglich bis zum ventralen Cleithralende reicht[3]), sich erst später vom Cleithrum seiner grössten Länge nach abhebt, vorne aber den Zusammenhang zeitlebens wahrt bei Salmo. Es ist hier also kein sekundäres Auswachsen und Anlagern vorhanden, sondern letzter Zustand erwies sich als ein

[1]) gesperrt durch mich.

[2]) gesperrt durch mich.

[3]) Es findet sich der längste vordere Coracoidfortsatz, wie wir durch Mettenheimer und Gegenbaur wissen, bei den Siluroiden. Es legt sich bei Silurus glanis der lange, bis zum ventralen Ende des Cleithrums reichende, vordere Coracoidfortsatz, mit Ausnahme seines kleineren hintersten Abschnittes fest dem Cleithrum an, und zwar an einer diesem angehörigen verbreiterten Leiste. In letzterem Verhalten könnte man nur in Anbetracht der ontogenetischen Verhältnisse bei Salmo, wo ja zu gewisser Zeit der

ursprünglicher. Für die Gattung Salmo kann also Gegenbaurs Annahme, wonach das Coracoid sekundär sich vergrössert und dem Cleithrum anliegt etc., am allerwenigsten eine Geltung haben.

Bei vielen Knochenfischen tritt sicher an dem Coracoidfortsatz eine Reduktion ein, wodurch und durch die gleichzeitige Reduktion des hinteren Coracoidfortsatzes nur der dorsale, an die Skapula stossende Teil des Coracoids zur Geltung gelangt. Dies ist, wie wir sahen, ontogenetisch für Esox durch Swirski nachgewiesen worden. Ich führe hier zwei verschiedene phyletische Stadien an, die vielleicht mit Hinzuziehung des funktionellen Verhaltens bei Esox deutlich zeigen wird, dass sekundär eine Reduktion der Coracoidfortsätze eintritt und die Funktion den Grund dafür angibt.

Bei Lucioperca, die lange Radien besitzt (Fig. 12, r) sind insoferne salmonidenartige Zustände bezüglich Skapula und Coracoid vorhanden, als die Skapula (sc) in gleicher Weise wie bei Salmo mit Knorpel umrandet ist und das Coracoid (co) diesem Knorpel in gleicher Weise wie dort ansitzt. Sonst sind aber andere Verhältnisse erreicht worden; sowohl die Skapula als der dorsale Teil des Coracoides sind völlig flach, so dass sie mit dem Knorpel zusammen eine Platte bilden. Es hat sich die Scapula verkleinert und der an den Skapularknorpel stossende Teil des Coracoids vergrössert und in Zusammenhang damit sowohl der vordere wie der hintere Coracoidfortsatz, letzterer in viel höherem Grade, sich verkleinert. Dieser ist ein kleiner Höcker geworden, jener erreicht das ventrale Ende des Cleithrums nicht mehr und steht folglich auch mit jenem der anderen Seite nicht in Berührung.

Mit der Reduktion der Skapula nimmt die Coracoidplatte nicht nur grösseren Anteil an der Artikulation mit dem Cleithrum wie bei Salmo, wo ja die Beteiligung ganz minimal war,

primäre Schultergürtelbogen der Cleithralleiste fest anlagert, ein primäres Verhalten erblicken, ursprünglicher noch wie das bleibende Verhalten des Coracoids bei Salmo. Freilich zeigt das eigenartige Verhalten der Clavicula mit ihrer gewiss sekundären Spangenbildung, wozu noch jener sekundäre Zustand gelangt, in welchem der starke Flossenstrahl sogar teilweis mit dem Cleithrum selbst sich verbindet, eine solche Fülle von sekundären Veränderungen, dass ohne Ontogenese hier schwerlich was zu bestimmen ist. Doch könnte hier am Ende doch ein primärer Zustand vorliegen.

sondern es gelangen auch die beiden ersten Radien bei ihrer Artikulation an dem Skapulaknorpel noch in den Bereich der Coracoidplatte. Bei Gadus aeglefinus sehen wir bezüglich des ganzen geschilderten phyletischen Umbildungsprozesses einen Schritt weiter schreiten. Durch die starke Entfaltung der Coracoidplatte wird der Skapulaknorpel bis auf einen ganz geringen Rest dorsalwärts nicht nur völlig verdrängt (Fig. 9), sondern die Coracoidplatte verdrängt auch den ganzen ventralen Teil der Skapula (sc) und begrenzt auf diese Weise zur Hälfte die Skapulaöffnung (sö). Der unterste der kurzen, hier völlig verknöcherten Radien (r) grenzt jetzt an die Coracoidplatte, oberhalb des ganz minimalen breiten Coracoidfortsatzes. Der vordere Coracoidfortsatz ist schwach, doch noch erhalten.

Gewissermaßen einen Übergang zu dem Verhalten des Schellfisches bildet die Skapula-Coracoidplatte bei Gadus morrhua, bei dem nach Parker bei sonst gleichen Zuständen wie bei Gadus aeglefinus sich mehr Knorpel erhält. Es findet sich ein dünner oberer Saum an der Skapula und die drei unteren Radien fügen sich an einen Knorpelstreifen an.

Das Bestreben bei diesem ganzen Vorgange ist also dahin gerichtet, eine einheitliche Platte für die Artikulation der Flosse zu gewinnen, dazu sind aber die zwei Fortsätze nicht geeignet. Eine solche große Platte wird aber auch auf andere Weise erzielt, dadurch nämlich, dass die Radien sich zu mächtigen Platten ausdehnen, sich dann berühren und durch Verschmelzung der knorpeligen Umrandung eine ganz einheitliche Platte bilden. Ich erinnere nur an die durch Gegenbaur und Parker geschilderten Zustände bei Gobiden, wo sich Übergänge finden diesbezüglich bis zum höchsten Grade der Entfaltung bei Gobius minutus und guttatus. Durch die so gebildete Platte wird aber Skapula und Coracoid überflüssig. Sie werden beide stark reduziert.

Kehren wir aber abermals zurück auf die sekundäre Ausbildung einer Skapula-Coracoidplatte, so sehen wir, dass jedesmal das Coracoid zu dieser Vergrösserung herangezogen wird aber nie die Skapula. Dies zeigt sich auch bei Esox, wo ja der hintere Coracoidfortsatz ganz und der vordere bis auf ein Minimum sich rückbilden, der dorsale Teil des Coracoids aber zu einer länglichen Platte wird, welche an den reduzierten, doch

nicht verdrängten Skapulaknorpel stösst. Die allein die Skapulaöffnung dadurch noch begrenzende Skapula ist aber im Vergleich zu Salmo stark reduziert. Die Ausbildung der Skapula-Coracoidplatte ist also der Grund für die Reduktion der Coracoidfortsätze.

Bei denjenigen Knochenfischen, bei denen sich eine Skapula-Coracoidplatte gebildet hat, ist die freie Flosse in viel höherem Grade fähig sich horizontal zu legen wie bei anderen. Ich habe als extreme Fälle hier Esox und Salmo im Auge.

Wenn man Hechten nach dem Tode die Brustflossen horizontal legt (oder dieselben auch beim Zubereiten des Tieres sich so erhalten) so findet man beim Erstarren, dass die beiderseitigen Skapula-Coracoidplatten eine horizontale Lage einnehmen [1]) und ihre inneren Ränder fest aneinander lagern. Hierzu ist dieser Rand wie geschaffen, denn entlang des ventralen Randes der Coracoidplatte befindet sich eine Leiste, deren freier Rand ganz flach ist. Ebenso ist die Verbindung mit dem Cleithrum dazu völlig eingerichtet eine Horizontallegung der Platte zu gestatten. Dies gestattet die Anfügung bei Salmo nicht, besonders würde die Anfügung des ventralen Coracoidendes an das Cleithrum sowohl, wie an jenes der anderen Seite diese Bewegung in höherem Grade hindern.

Bei Lepidotus liegen die Verhältnisse anders. Ich habe in der hiesigen anatomischen Sammlung jenes Exemplar, das auch Gegenbaur vorlag, angesehen und gefunden, dass sowohl die Insertion der breiten Skapula-Coracoidplatte, als des zwar langen aber flach zusammengedrückten dünnen vorderen Coracoidfortsatzes, derart ist, dass eine Nachinnenbiegung der Platte durchaus möglich ist. Es dient also hier der vordere Coracoidfortsatz anders der freien Flosse, wie bei Salmo. Darum ist auch anzunehmen, dass hier dieser Fortsatz nicht sekundär sich wieder verlängerte, sondern sich gleich den Forderungen anpasste,

[1]) Dieser zeitweisen Berührung der Skapula-Coracoidplatten gegenüber bildet das Verhalten der Skapula ganz eigenartig anderes bei manchen Siluroiden (Pimelodus, Synodontis). Wie wir das von Mettenheimer her wissen, und welcher Befund später auch durch Gegenbaur Bestätigung fand, nehmen die beiden „gelenktragende Platten“ eine senkrechte Stellung ein, wobei sich die beiderseitigen Platten medianwärts nicht bloss berühren, sondern sogar mit Zackennaht verbinden.



bei den anderen, wie Esox, aber nicht, folglich der Rückbildung verfiel.

Fassen wir nun die Phylogenese des Schultergürtels der Ichthyden so wie die bekannten Zustände es gestatten, ins Auge, so ergibt sich Folgendes:

Der primäre Schulterbogen der Haie nahm die freie Flosse mit ihr artikulierend auf, ventralwärts sich mit dem der anderen Seite berührend. Dorsalwärts zeigt der Schulterbogen öfter die Abgliederung eines kleinen oberen Stückes, so u. a. bei Acanthias. Diese Gliederung kann nur entstanden sein durch die Befestigung durch Bandmasse an die Region des Hinterhauptes. Dieser abgegrenzte kleine Knorpel erhält sich, wie Parker uns belehrt, auch bei Acipenser (Parkers Supra-Skapula) nachdem bereits von Schuppen her knöcherne Anlagerung am primären Schultergürtel sich einstellte. Er dient dem Parkerschen Posttemporalknochen als Unterlage.

Dem primären Schultergürtel, dem sich meiner Meinung nach schon jenes Basale, das später als Skapula gilt, angeschlossen hat und dieser Anschluss ontogenetisch sich wohl noch zeigen muss, lagern verschiedene, wie Parker nachgewiesen hat, nackte, schuppenförmige, doch vergrösserte Knochen auf. Aber nur an dem skapularen Teil des primären Schultergürtels befinden sich Gelenkflächen für die Radien, beziehentlich für den noch in Reduktion erhaltenen Basale des Metapterygiums, sowie für den obersten mächtigen Flossenstrahl. Auch führt dieses Knorpelstück die skapulare Öffnung wie sie sich bei Teleostiern zeigt. Wegen all dem kann er nur den Skapulaknorpel darstellen, der sich dem primären Schulterbogen nur sehr fest angelagert hat.

Neben einem „Supraclaviculare“ unter dem „Posttemporale“ finden sich noch zwei andere Hautknochen, jedoch von grösserem Umfange vor.

Der obere dieser ist Parkers Clavicula oder Gegenbaurs Cleithrum; der untere, der sich mit dem der anderen Seite medianwärts durch Nähte verbindet, das Parkersche Interclaviculare oder Gegenbaurs Cleithrum. Wir behalten Gegenbaurs Bezeichnungen.

Nun soll, wie bereits mitgeteilt wurde, die Fischclavicula verdrängt worden sein durch das Cleithrum, wie ein Art Zwischenzustand sich noch bei Polypterus zeigen soll.

Da uns hier hauptsächlich die Knochenfische interessieren, mir ausserdem kein weiteres Untersuchungsmaterial zur Verfügung stand, möchte ich hier bloss bemerken, dass der Übergang von Acipenser zu Amia entweder recent nicht erhalten ist oder die Zustände bei Amia andere sein müssen als wie sie uns bekannt sind, denn darnach vermittelt Amia nicht zwischen Acipenser und den Knochenfischen, wie wir dies sonst vielfach gewöhnt sind. Die postembryonale Ontogenese bei Salmo und die bekannten Zustände bei Amia decken sich nicht, denn bei Amia erfuhr der primäre noch immer knorpelige Schultergürtel bezüglich des Coracoidenteiles eine grosse Reduktion. Das Cleithrum ist aber nicht nur da, sondern weist auch schon eine Form sekundärer Art auf. Ich muss also zur Stunde hier darauf verzichten, Amia mit in die Betrachtung zu ziehen. Wir können nur von Acipenser ausgehen.

Wenn Gegenbaurs Annahme richtig ist, wonach die Acipenserclavicula allmählich verschwindet, wofür allerdings die Verhältnisse bei Polypterus sprechen, so muss doch für eine einstige Clavicula etwas bei Knochenfischen vorhanden sein. Dies ist jedoch bei den Recenten nicht einmal ontogenetisch nachweisbar.

In der Reihe der Fossilen sind aber tatsächlich Fälle vorhanden, welche Gegenbaurs Annahme kräftig stützen.

Bevor ich hierauf eingehen möchte, will ich noch einmal auf die Entfaltung des Cleithrums der Teleostier zurückkehren.

Es findet sich bei allen Knochenfischen die Verbindung des Cleithrums durch zwei Supracleithralia oder die Supraclavicularia der älteren Autoren vor, von welchem der untere breitere (Fig. 5, sk 11 sk') sich lateralwärts an das Cleithrum anlegt, das obere (sk') mit dem oberen Ende ersterens durch Gelenk (Fig. 5) und Bandmasse verbunden ist. Ihm unter weiten Winkel angefügt, kann eine Verkleinerung oder Vergrösserung dieses Winkels nach Bedürfnis erfolgen. Das obere Supracleithrale, zumeist von gabelförmiger Form, ist mit seinem stärkeren Fortsatz (Fig. 5, sk^2) mit dem Fortsatz des Squamosums verbunden.

Diese beiden Knochen finden sich bereits bei Acipenser, es sind die erwähnten Posttemporale und das Supraclaviculare Parkers. Wie erwähnt, ist ihre erste Anlagerung aus der Verbindung des primären Schulterbogens mit dem Schädel bei Haien ableitbar.

Während nun bei Acipencer das Cleithrum durch einen selbständigen und bloss dem knorpeligen Schultergürtel anlagernden, zum Teil noch die Schuppenform wahrenden Hautknochen gebildet wird, der nur mit den Supracleithralia in gewisser dynamischer Beziehung steht, wird bei Salmo, wie in vorliegender Abhandlung gezeigt wurde, das Cleithrum durch das Auswachsen der Anlage

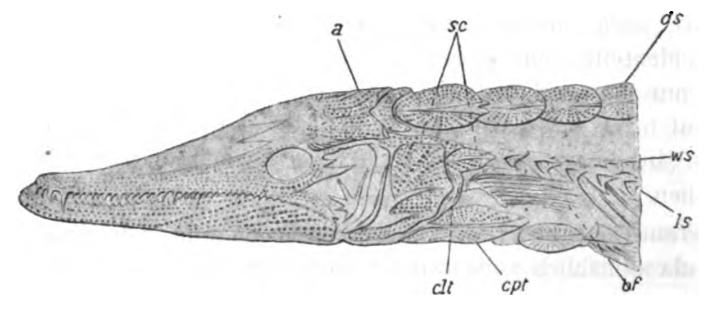


Fig. 5.

Vorderes Körperende von Saurorampbus Freyeri, Heck. (nach J. J. Heckel). a = occipitale Schädelgegend, ds = dorsale Schuppenreihe, ls = laterale Schuppenreihe, ws = Wirbelsäule, bf = Bauchflosse, cpt = Cleithralplatte, clt = Cleithrum, sc = Supracleithralia.

des einen Supracleithralknochens erzeugt. Es scheint also hier zwischen der Genese des Cleithrums ein gewisser Widerspruch zu bestehen. Doch schwindet dieser Widerspruch, sobald wir die noch immer grosse Entfernung in der phyletischen Zeit zwischen Teleostier und Acipenser bedenken und uns vergegenwärtigen, dass in dieser Zeit sehr leicht ursprünglich oberflächlich gelegene Teile in die Tiefe rückten, dass insbesondere aber der obere Abschnitt des primären Schulterbogens bei den Knochenfischen völlig verdrängt wurde und nicht einmal mehr ontogenetisch sich zeigt. Jener ober der Skapula gelegene Teil des primären Bogens musste ja bis zur Seitenlinie gereicht haben. Dann lässt sich aber die Sache leicht so erklären, dass in der Anlage des einen, des oberen Supracleithrale,

die ja doch nicht mehr als Schuppe sich entwickelt, die Anlage einer zweiten Schuppe, der cleithralen nämlich mit einbegriffen ist.

Bei vielen fossilen Formen reicht das Cleithrum weit bis zur Seitenlinie hinauf, ich führe nur den Knochenganoiden Isopholis an, bei ihm liegen dort ausser der Supracleithralia auch noch andere vergrösserte Schuppen an. Dann möchte ich aber auch daran erinnern, dass auch postembryonal-ontogenetisch der obere Teil des Cleithrums sich bedeutend verkürzt.

Bezüglich der Gegenbaurschen Clavicula gewähren fossile Formen eine Stütze, nach diesen war dieser Knochen noch bei echten Teleostiern als Hautknochen vorhanden, nachdem er bei manchen fossilen Knochenganoiden sich bereits in der Rückbildung befand, so bei Palaeoniscus nach Traquair (13). Es ist der zu den Physostomen gestellte Hoplopleuride, der durch J. J. Heckel (6) in der unteren Kreide in Comen bei Görz gefundene Sauroramphus, der noch eine Cleitralplatte (Textfig. 5, cpt) aufweist, ober welcher das Cleithrum (clt) bis hinauf zur Seitenlinie zieht.

Hat nun das Teleostiercleithrum sicher einen Vorläufer bei Acipenser, wobei wir es unentschieden lassen, ob nicht bereits bei fossilen Knochenganoiden zu jenem Cleithrum ein Zuschuss von anliegenden Schuppen gelangte, so sieht es anders aus mit dem Coracoid der Teleostier.

Jene knorpeligen Fortsätze des primären Schultergürtels, die Parker als Prae- und Epicoracoid bei Acipenser aufführt, mögen ja wohl schon die beginnende Unterlage für die Verknöcherung dargestellt haben, woran ja auch Gegenbaur schon vor Parker festhielt und auch die Verhältnisse bei Esox wie Swirski uns lehrt, könnten zum Vergleich herangezogen werden, wenn die Zustände bei Salmo nicht dazwischen treten würden. Diese gestatten aber den Vergleich direkt nicht und lassen eher darauf schliessen, dass es bei Esox um sekundäre Zustände handelt. Darum ist bis auf weiteres nur die Annahme möglich, dass das Teleostiercoracoid ein erst durch diese erworbenes Skelettstück sei, welches oben von der knöchernen Cleithralanlage auf den primären Schultergürtel fortsetzt und dass dann der einzige Rest vom primären Schultergürtel bei den Teleostiern, soweit er vorkommt, der Knorpel am ventralen Ende des Coracoides ist.

Verschmelzungen von Coracoid und Cleithrum kommen meines Wissens nur bei Chromiden vor. Nur die Ontogenese wird es dann entscheiden können, ob es sich hier um ein primäres, noch ontogenetisch bei Salmo sich zeigendes Verhalten handelt oder ob diese Verschmelzung erst sekundär erfolgte.

Heidelberg, im April 1905.

Literaturverzeichnis.

1. Bruch C.: Vergl. osteol. Mitteilungen I. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 11, 1862.
2. Gegenbaur, C.: Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbeltiere II. Leipzig 1865.
3. Derselbe: Clavicula und Cleithrum. Morph. Jahrb., Bd. 23.
4. Derselbe: Vergleich. Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1. Leipzig 1898.
5. Haller, B.: Lehrbuch d. vergl. Anatomie. Jena 1904.
6. Heckel, J. J.: Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische Österreichs. Denkschr. d. k. Akademie der Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Bd. 1, 1850.
7. Klaatsch, H.: Über die Herkunft der Skleroblasten. Morph. Jahrb., Bd. 21.
8. Marcusen: Die Familie der Mormyriden. Mém. de l'Acad. impér. de St. Pétersbourg, Serie VII, T. 7.
9. Mettenheimer, C.: De membro piscium pectorali. Barol. 1847.
10. Parker, W. K.: A monograph of the strukture and development of the Shouldergirdle and Sternum. London 1868.
11. Rathke, H.: Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Tiere II. Leipzig 1833.
12. Swirski, G.: Untersuchungen über die Entwicklung und die Struktur des Skelettes der Brustflosse des Hechtes. Dissert. Dorpat 1886.
13. Traquair, R.: On Amblyptherus, Palaeoniscus, Gyrolepis and Polypterus. Quart. journ. geol. Soc., Vol. 33, 1877.
14. Vogt, C.: Embryologie des Salmones. Neuchatel 1892.
15. Wiedersheim, R.: Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere mit besond. Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.

Tafelerklärung XVI und XVII.

Allgem. Bezeichnungen.

clt = oberes Ende des Cleithrums.
ok = dessen obere Kante.
uk = dessen untere Kante.

ol = dessen obere Muskelansatz-Lamelle.
ll = dessen untere Muskelansatz-Lamelle.
gsc = Gelenkfläche für Skapula und Coracoid.
acl = accessorische Lamelle.
sc = Skapula
co = Coracoid.
r = Radii
fs = Flossenstrahlen.
sk[1] = erstes Epicleithrale.
sk[2] = zweites Episcleithrale.
s = Knochenspange des Cleithrums.
s' = Knochenspange für das Postcleithrale.
pc = Postcleithrale.
y = dorsales Cleithroid.
v = ventrales Cleithroid.
z = Endglied.

Fig. 1. Knorpeliger Schultergürtel (g) und cs = Cleithral- sowie s' = Postcleithralspange eines vier Wochen alten Salmo irideus.

Fig. 2. Rechtes Cleithrum eines sechs Wochen alten Salmo irideus von innen.

Fig. 3. Cleithrum eines einjährigen Salmo irideus; A rechtes von innen, B linkes von aussen.

Fig. 4. Coracoid (co) und Skapula (sc) eines einjährigen Salmo irideus von innen.

Fig. 5. Der ganze rechte Schultergürtel eines 35 cm langen Salmo trutta von innen ohne Flosse. Es sind die Supracleithralia um sie ganz darzustellen nicht in natürlicher Lage.

Fig. 6. Skapula, Cleithrum, Radien und Flossenstrahlen eines sehr grossen Tieres von aussen.

Fig. 7. Rechtes Cleithrum einer 60 cm langen Salmo trutta von innen.

Fig. 8. Rechtes Cleithrum eines starken Gadus aeglefinus von innen.

Fig. 9. Rechter Schultergürtel desselben Tieres von innnen.

Fig. 10. Cleithrum von einem 22 cm langen Gadus aeglefinus von innen.

Fig. 11. Rechtes Cleithrum von Cyprinus carpio (Spiegelkarpfen) von aussen.

Fig. 12. Linker Schultergürtel und rechtes Cleithrum eines zweipfündigen Lucioperca sandra. (Die Skapula - Coracoidplatte aus dem Gelenk gehoben.)

---

[1]) Es sind auf der Tafel die Verhältnisgrössen nicht eingehalten, so z. B. zwischen Fig. 3 und Fig. 5. usw

Fig. 13. Stück aus einem Querschnitt einer drei und einhalb Wochen alten Salmo irideus. sl = Seitenlinie, n = Nier, m, m' = Stammmuskulatur, g = Epithelgrube, s, s = Knochenspangen, z, z' = deren Skelettoblastenscheide (Vergr. 3/6 Reichert).

Fig. 14. Stück aus einem Horizontalschnitte eines gleichaltrigen Tieres. s, s' = Knochenspangen, po = Periost, z = Skelettoblasten aus der Epidermis, pz = Pigmentzellen unter der Membrana basilaris, m = Muskelfasern (Vergr. 4/8 Reichert).

Fig. 15. Aus einem etwas schräg geführten Querschnitt eines vier Wochen alten Salmo irideus. Es ist die Stelle, wo die Cleitralspange (c) den primären Schultergürtel k berührend, die Proliferation der Skelettoblasten (sb) von ihm aus beginnt, pch = Perichondrium, ep = Hautepithel, m = Muskel (Vergr. 4/8 Reichert).

Fig. 16. Stück aus einem horizontalen Schnitt durch ein einjähriges Salmo irideus. Skapula (sc, sc') und das Cleithrum (clt) treffend. Die Skapula ist erst an der distalen Seite (sc) verknöchert (Vergr. 2/6 Reichert.)

Aus dem pathologisch-anatomischen Institut zu Athen.

Über die Fettkörnchen und ihre Bildung in der Placenta bei den Nagern und der Katze.

Von

Dr. **Konst. Melissenos,**

Privatdozent der Anatomie u. Histologie u. Prosektor an dem path.-anat. Institut.

Hierzu Tafel XVIII.

Seit der Publikation von Duval (Le Placenta des rongeurs, le Placenta des carnassiers et des Cheiroptères) sind viele wissenschaftliche Arbeiten über die Placenta, ihre Entwicklung und ihre Beziehung zu dem sich entwickelnden Embryo bei den verschiedenen Säugetieren und bei Menschen, von vielen Embryologen veröffentlicht worden.

Bei den von mir seit drei Jahren zu Studienzwecken (über dasselbe Thema) vorgenommenen Untersuchungen habe ich in der Placenta einiger Nager und der Katze, d. h. in einigen Zellen derselben, Fettkörnchen bemerkt. Dieses Phänomen hat mich veranlasst, das Vorkommen dieser Fettgranula von den Anfangsstadien der Entwicklung der Placenta bis zur vollkommenen Entwicklung derselben zu studieren.

Es ist schon lange bekannt, dass Fettkörnchen verschiedener Grösse in der Uterindeckschicht, dem Drüsenmündungenepithel bei den ganz frühen Entwicklungsstadien (Bonnet), wie auch in dem Chorionepithel und in den Riesenzellen der Placenta und Periplacenta bei einigen Säugetieren (Maximow, Marchand) vorhanden sind. Diese Fettgranula haben einige Embryologen als Infiltration in den genannten Zellen, andere als Degeneration des Protoplasmas gedeutet. Bonnet ist der Meinung, dass die Fettgranula mit anderen Elementen in die benachbarten Zellen des Ektoderms wandern, um dort zur Ernährung des Embryos in den ersten Stadien benützt zu werden. Ich habe mich bemüht, einerseits das Verhältnis dieser Fettkörnchen in allen Entwicklungsstadien der Placenta zu verfolgen, andererseits mich über die von einigen als Infiltration, von anderen aber als

Degeneration gedeutete Entwicklung zu unterrichten, und dazu habe ich ein recht reichliches Material bearbeitet, indem ich Placenten verschiedener Tiere, besonders aber der Katze benutzte.

Durch die Untersuchung meiner Präparate bin ich zu einer anderen Ansicht als die obengenannten Forscher gelangt. Ich betrachte nämlich, gestützt auf meine Untersuchungen, die in den Placentarzellen und in den verschiedenen Entwicklungsstadien derselben in wechselnder Zahl auftretenden Fettgranula als Spaltung des Eiweisses in der Zelle.

Material und Untersuchungsmethode.

Da ich vor Augen hatte, dass bei dieser Aufgabe auf Beobachtung einer der wichtigsten embryologischen Regeln, d. h. der Altersbestimmung der Anschwellungen gesehen werden muss, habe ich selbst die Beschaffung, die Vermehrung und die ganze Einrichtung des auf wissenschaftliche Art gesammelten Materials unternommen.

Das Material habe ich aus mus ratus albus, mus musculus var. alba, Meerschweinchen, Kaninchen und Katzen gesammelt, und dasselbe mit eigenen Fixations-Methoden konserviert. Was die Art und Weise der Sammlung des Materials betrifft, habe ich die von allen Embryologen angenommene Methode und besonders die von Rein und Burkhard-Sobotta befolgt, bei mus ratus albus wegen der unregelmäßigen Begattungen die von Burkhard-Sobotta. Die Altersbestimmung der Anschwellungen bei den Katzen, welche sehr schwer ist, da diese Tiere nicht in geschlossenen Käfigen belegt werden, habe ich getroffen nach Analogie der Anschwellungen bei der Hündin und durch die Ausmessung der Anschwellungen inbezug auf die darin befindlichen Embryonen. In bestimmten Tagen post partum und nach der darauf folgenden Begattung der obengenannten Tiere, chloroformierte ich dieselben, öffnete den Bauch blutlos, und nahm schnell die die Anschwellungen enthaltenden Uterinhörner mit den Ovarien heraus. An einigen Tieren, mus ratus albus und mus musculus var. alba, habe ich vor der Bauchöffnung Fixationsflüssigkeit in die Bauchhöhle nach der Methode meiner Arbeit „Über die Erythroblasten im grossen Netze“ injiziert. 20 Minuten nach der Injektion öffnete ich den Bauch des Tieres, entnahm die die Anschwellungen enthaltenden

Uterushörner mit den Ovarien und legte sie zur vollkommenen Konservierung ihrer Elemente auf einige Stunden in dieselbe Fixationslösung. Was die Meerschweinchen, Kaninchen und Katzen betrifft, deren Bauchhöhle sehr geräumig ist und die daher grosse Anschwellungen aufweisen, so chloroformierte ich sie, öffnete den Bauch durch einen Schnitt durch die Linea alba und nahm entweder die Anschwellungen, wenn sie kleiner als 1 cm waren, aus, und legte dann dieselben in die Fixationsflüssigkeiten, oder ich injizierte vorher von derselben Flüssigkeit in die Höhle der Anschwellungen, wenn die Grösse derselben 2—6 cm betrug, und dann zerschnitt ich dieselben in Stücke und fixierte sie vollständig in denselben Flüssigkeiten, die ich zur Injektion gebrauchte. Die durch eine eigenartige Nadel in die Anschwellungshöhle eingespritzte Fixationsflüssigkeit verhinderte einerseits das Einschrumpfen dieser muskulösen Hüllen, und kam andererseits in Berührung mit dem Innenteile der Placenta und fixierte sie schnell. Wegen der eigenen Konstruktion der Nadel beseitigte die eingespritzte Fixierungsflüssigkeit die meiste Flüssigkeit der Anschwellungen, mit Ausnahme der der Polarteile, weil das Verbleiben dieser Flüssigkeit aus bekannten Ursachen nötig war. Nie habe ich zur Konservierung einen Teil der Anschwellungen, namentlich bei der Katze, wegen der bekannten von Heinricius erwähnten Ursachen, resp. Zuckungen ihrer Muskularis infolge des Erkaltens und der dadurch erfolgten Ausstossung der Placenta abgeschnitten. Die Fixationsflüssigkeiten, welche ich gebraucht habe, waren einfaches Sublimat, resp. chlornatriumhaltiges oder säurehaltiges Sublimat, Zenkers Flüssigkeit, Müllers Flüssigkeit, Formol-Kaliumbichromat-Flüssigkeit, Pikrinsäure, Flemmings, Fols, Hermanns, Podwisotzkys Flüssigkeit. Nach der Fixation in den obengesagten Flüssigkeiten wurden die Anschwellungen, resp. deren Teile mit Wasser einige Stunden gründlich ausgewaschen, indem ich die grösseren eröffnete und in Alcool steigender Konzentration resp. 70%, 80%, 90%, und dann in absolutem Alcool konservierte. Die Einschliessung in Paraffin oder in einem anderen Mittel hat sowohl durch die bekannte Methode von Chloroform, Xylol, Anethol, Cedernöl, als auch durch die beste neulich von M. Heidenhain beschriebene Schwefelkohlenstoff-Methode stattgefunden. Die durch die Mikrotomen von Jung und Minot geführten Schnitte in Dicke von 5—10 μ

durch die Längenachse und die mesometralen und antimesometralen Teile, oder durch die Mitte, durch den Randteil (Randplacenta) an embryonalen Anschwellungen mehr als 2 cm und an den Polarteilen, klebte ich vereinzelt oder der Reihe nach auf die Deckgläser verschiedener Grösse. Von den auf den Deckgläsern aufgeklebten Dickschnitten wurden einige durch die Färbungsstoffe Biondis, andere durch Hämatoxylin Boemer, Heidenhain, Harris und alcoholisches Eosin, oder Hämatoxylin Harris und Safranin-Lichtgrün gefärbt, andere durch Hämatoxylin und Soudan III nach der Methode von Satta und Rosenthal, und andere nach der Methode Lewinson, d. h. nach der modifizierten Methode Wolters. Viele Durchschnitte, namentlich die in osmiumhaltigen Flüssigkeiten fixierten, wurden ohne weitere Färbung in Paraffinum liquidum eingeschlossen und dann mit Asphaltlack oder Bellschen Kitt umschlossen. Endlich habe ich einige von den in Osmiumflüssigkeiten fixierten Schnitten durch Xylol zum Auflösen der Fettkörnchen ausgewaschen und schloss ich sie entweder farblos oder gefärbt in Kanada-Balsam ein. Durch die Mannigfaltigkeit der Färbungsmethoden habe ich versucht, die verschiedenen Elemente in der Placenta zu bestimmen, und es ist mir gelungen, die Fettkörnchen durch viele Methoden nachzuweisen. Das so vorbereitete Material war reich und verschiedenartig, da es nicht aus einem Tiere und in denselben Entwicklungsstadien stammte, und durch viele Fixations-Färbungsmethoden behandelt wurde.

Einige meiner Präparate habe ich in naturgetreuer Abbildung mit dem mikrophotographischen Apparat, und mit dem Zeiss Mikroplanar f. = 50 und f. = 20, Zeiss Ölimm. 1/12 mit Zeiss photographischem Okular Nr. 2 oder auch ohne Okular aufgenommen. Diese Aufnahmen stellen in der progressiven Placentar-Entwicklung die in den verschiedenen Stadien derselben befindlichen Fettkörnchen dar. Viele durch die Ölimm.-Linse demselben Teile stückweise entnommenen Bilder habe ich zusammengeklebt, dann habe ich davon zweite Abbildungen angefertigt, wie die Fig. 2—8 zeigen, damit ich in einer und derselben Figur die Lage der Fettkörnchen wie auch ihre Menge in jeder Zelle und in den verschiedenen Teilen genau zeige.

Aus dem venösen und arteriellen Blute einiger Anschwellungen der Katzen in den verschiedenen Entwicklungsstadien nahm ich

mit Thoma-Zeiss' Blutkörperchenzählapparat Blut zur Zählung der roten Blutkörperchen heraus. Das Resultat dieser Zählung gebe ich am Ende bei der Beschreibung des Baues jeder Anschwellung.

Literatur.

In der so reichen Literatur über die Placentar-Entwicklung bei Tieren und bei Menschen ist relativ recht spärlich die Zahl der Autoren, welche von den Fettkörnchen in der Placenta sprechen. Einige Autoren (Bonnet etc.) sehen das Auftreten dieser Körnchen in der Deckschicht, wie in den Zellen der Drüsen-Mündungen des schwangeren Uterus bei den ersten Stadien, als eine Zellen-Infiltration an; andere (Tafani, Heinricius, Maximow etc.) halten die in einigen Zellen der Krypten und in den Riesenzellen befindlichen Fettkörnchen für Degeneration derselben. Andere wieder (Duval) beschreiben dieselben, da sie osmiumhaltige Fixationsflüssigkeiten nicht benutzt hatten, und infolgedessen keinen Einfluss auf die Fettkörnchen ausübten, als käsige Degeneration; viele, die ihre Aufmerksamkeit mehr auf andere Elemente der Placenta richteten, übersahen diese eigentümliche Fettbildung in der Placenta. Endlich ist in vielen embryologischen und gynäkologischen Werken erwähnt, dass die Placenta in den letzten Entwicklungsstadien der Gravidität einer Fettdegeneration unterliegt. Bonnet allein von allen Autoren, auf deren Arbeiten ich jetzt hier näher einzugehen verzichte, hält diese schwarzen Körnchen für eine in den Zellen vorhandene Infiltration: Bonnet „Über Embryotrophe" spricht über die in den Epithelzellen eines schwangeren Uterus, in den Zellen der Uterindrüsenmündungen, wie auch in der Uterushöhle mit vielen anderen Elementen und Flüssigkeiten zusammen befindlichen Fettkörnchen, welche zur Bildung der seit Aristoteles bekannten Uterinmilch dienen, und glaubt, dass dieselben zur Ernährung des Eies in seinen ersten Stadien erforderlich sind. Maximow erwähnt sie auch in seiner Arbeit „Zur Kenntnis des feineren Baues der Kaninchen-Placenta", wo er besondere Aufmerksamkeit der Glykogenbildung in einigen Zellen der Kaninchen-Placenta schenkte: er hat die Fettkörnchenbildung in den verschiedenen Stadien als Degeneration einiger Zellen, und namentlich der Riesenzellen der Kaninchen-Placenta betrachtet.

Da diese Tatsache, d. h. die Fettbildung, in den verschiedenen Placentarzellen und in manchen Entwicklungsstadien derselben, ziemlich merkwürdig ist und mit der Ernährung des Embryos zusammenhängt, und keiner von den Embryologen auf ihre Bildungsweise und ihre Menge bei allen Entwicklungsstadien seine Aufmerksamkeit gerichtet hatte, erschien es mir wohl wert, diese Fettbildung in der Placenta bei einigen Nagern und der Katze zu beschreiben, und zu veröffentlichen, indem ich zu gleicher Zeit für die Bildungsweise dieser Fettkörnchen in der Placenta eine allerdings mit grosser Vorsicht gegebene Erklärung darbiete.

Die Fettkörnchen in der Placenta seit den ersten Stadien ihrer Entwicklung bis zu ihrem Ende, bei Mäusen, Meerschweinchen, Kaninchen und Katzen.

Der feinere Bau der Placenta der Nager, der Fledermäuse und der Insektivoren, auch einiger Raubtiere ist in der letzten Zeit Gegenstand sorgfältiger Untersuchungen gewesen. Obschon die verschiedenen Autoren mit grosser Geschicklichkeit und Genauigkeit ihre Resultate beschreiben, ist dennoch sowohl die genauere Bestimmung einiger Elemente als auch die Art und Weise ihrer Herkunft und die Bedeutung der in einigen Zellen befindlichen Körnchen und Fettgranula keineswegs vollständig aufgeklärt. Das liegt nicht nur am Mangel an Material, sondern auch an der Art und Weise der Gewinnung desselben und der Unvollkommenheit der angewendeten histologischen Technik, namentlich was die Fixation und die Färbung betrifft. Demzufolge habe ich mir besonders angelegen sein lassen, die anatomische Anordnung der Elemente möglichst zu konservieren, indem ich stets neueste Fixations- und Färbungs-Methoden anwendete. Während ich meine in den verschiedenen oben erwähnten Konservierungsflüssigkeiten, insbesondere in Hermanns Flüssigkeiten fixierten Präparate mikroskopisch untersuchte, bemerkte ich in der Placenta der Mäuse, Meerschweinchen, Kaninchen und später bei der Katze zur Zeit, wo die Placenta auf der Höhe ihrer Ausbildung „periode de remaniement de l'ectoplacenta“ (Duval) war, wie auch in den Zellen der Ektodermschicht, welche Duval als „couche cellulaire de l'ectoplacenta“ und v. Beneden als „cytoblaste“ bezeichnen, homogene

und in einer Linie angeordnete schwarze Körnchen (Maus, Meerschweinchen, Kaninchen). Diese schwarzen Granula haben durch ihre regelmäßige Verteilung in den oben genannten Zellen und durch ihre dunkle, auf Anwendung von Osmiumsäure beruhende Färbung meine Aufmerksamkeit erregt und mich zu einer sorgfältigen Untersuchung veranlasst.

Die Fettkörnchen in der Placenta bei Mäusen, Meerschweinchen und Kaninchen.

Indem ich diese schwarzen Körnchen in der Placenta bei den Nagern, und namentlich bei Maus und Meerschweinchen, verfolgte, habe ich bemerkt, dass sie in den an der peripherischen Seite der Placenta und in den mit der Serotina in Verbindung stehenden Riesenzellen meist in geringer Zahl und kleiner Grösse vorhanden sind. Dagegen sind sie in grösserer Anzahl und in wechselnder Grösse in den Riesenzellen, welche die „Lame ectoplacentaire" von Duval bilden. Zur Zeit, wo die Placenta auf der Höhe ihrer Ausbildung ist, d. h. 11. bis 18. Tag bei der Maus, ratus albus und Mus musculus var. alba, 18. bis 25. Tag bei den Meerschweinchen, sind die schwarzen Körnchen sehr reich in dem Ektodermchorion, und besonders zahlreich sind sie in den Stadien des 14., 16., 18. Tages der Entwicklung bei den Mäusen und des 20. bis 24. bei den Meerschweinchen. Bei den letzten Stadien der Entwicklung (26. bis 28. Tag) und gleich nach der Geburt bei den Mäusen, und am 54. bis 62. Tag und auch postpartum bei den Meerschweinchen, nehmen diese schwarzen Körnchen bedeutend in den erwähnten Zellen ab; an einigen meiner Präparate finden sich diese schwarzen Körnchen in den tieferen Schichten der Placenta, d. h. wo die Spongiosa mit der intervasculären Plasmodialschicht in Beziehung steht (welche Schicht von Duval masse plasmodiale endovasculaire bezeichnet wird). In der Placenta fötalis sind die schwarzen Körnchen in geringerer Zahl vorhanden, und in den Riesenzellen sind sie von kleinerer Grösse. Zwischen diesen Körnchen befinden zich ziemlich grosse blonde Körperchen, welche grösser als die roten Blutkörperchen sind.

Was die Kaninchen-Placenta betrifft, so bin ich vorläufig nicht imstande, dieselbe zu beschreiben, da ich nur zwei Anschwellungen von 15 und 16 Tagen bis jetzt untersucht habe. Das Facsimile derselben bei diesen zwei Stadien überzeugt mich,

dass auch in der Placenta dieser Tiere die schwarzen Körnchen sich ähnlich verhalten.

Die Fettkörnchen in der Placenta bei der Katze.

Da das mit Hermannscher und Flemmingscher etc. Flüssigkeiten fixierte Material der obengenannten Nager für meine Resultate zu wenig war und ich andererseits diese Tatsache auch bei den Raubtieren parallel zu studieren gewillt wär, so erweiterte ich meine Untersuchungen auf die Placenta der Katzen, indem ich die im Beginne des Winters stattfindenden Begattungen benützte. Das Material für diese Untersuchung ging mir sehr reichlich zu. Dasselbe habe ich in Osmium und verschiedenen anderen Flüssigkeiten fixiert. Die Fettgranula verhalten sich bei den verschiedenen Entwicklungsstadien auf folgende Weise:

Stadium I.

Die das Ei enthaltende Anschwellung des Uterushornes ist kaum erkennbar, Dicke der Mukosa mit der Muskularis 2 mm, Keimblase aus Ektoderm und Endoderm bestehend.

Bei Schnitten durch die Mitte der Anschwellung in diesem Stadium unterscheidet sich die Drüsenschicht der Mukosa durch die Bildung der Drüsenzellen des Grundteils wie auch durch ihren Inhalt, von den sehr ausgedehnten und als Sekretgänge den grössten Teil der Schleimhaut einnehmenden Drüsen. Die morphologische Differenz besteht darin, dass die von einer deutlichen Kapsel eingehüllten Zellen im Grunde der Drüsen verlängert werden. Die Zellen treten unter zwei Typen auf: 1. einige sind granuliert, mit deutlichem grossem Kern (Fig. 1a), andere mit homogenem Protoplasma sind durch Osmiumsäure dunkel gefärbt (Fig. 1b). Die der verlängerten Teile aber sind die gewöhnlichen Drüsenzellen. Was den Inhalt betrifft, so weisen die Zellen der tieferen Teile der Drüsen dunkle Körnchen in ihrem hellen Protoplasma auf, oder sie zeigen keine solche Körnchen und dann ist ihr Protoplasma homogen. Die Zellen der verlängerten Drüsen zeigen dagegen in ihrem feingranulierten Protoplasma schwarze, in zwei Reihen angeordnete Körnchen (Fig. 1, schw. K.), von denen die eine, die der Zellenlichtung zugewendete, aus wenigen, die andere, die dem basalen Teile zugewendete, aus mehreren Granula besteht. Diese schwarzen Granula erscheinen in den verlängerten Drüsen bis zu der Stelle, wo die Zellen des Grundteiles sich in zwei Typen trennen. Ich finde kein schwarzes

Körnchen in dem Deckschichtepithel dieses Stadiums, wie es Bonnet und andere sehen wollen. Vielleicht entspricht das von mir beschriebene Stadium demjenigen, welches von Bonnet und anderen geschildert wurde, nicht, oder wahrscheinlich haben sie alle Serienschnitte in Betracht gezogen, insofern, als diese schwarzen Körnchen viel stärker an dem Polarteile der Anschwellung vorhanden sind, als in dem der Keimblase entsprechenden Teile der Schleimhaut.

Stadium II.

Deutliche Anschwellungen, ihre Länge 10 mm, Durchmesser 8 mm, Dicke der Anschwellung $^{8}/_{10}$ mm, Keimblase aus drei Blastodermen mit der die Medularfurche enthaltenden Embryonalanlage.

An Schnitten in diesem Stadium durch die Mitte der Anschwellung bietet die Uterinschleimhaut im Vergleich zum vorhergehenden Stadium erhebliche Veränderungen dar: da sie teils dünner wurde, teils der doppelte Typus der Drüsenzellen von einem einfachen ersetzt ist und sich an den Mündungen der verlängerten Drüsen erweiterte Drüsen, die Krypten, bilden (Duval, Heinricius, Strahl, Lieberkühn etc). Die Zellen der so erweiterten Drüsen weisen eine niedrige zylindrische Form auf und ihr Protoplasma besitzt nur wenige schwarze Granula, welche mit grosser Schwierigkeit aufzufinden sind. Betrachtet man die Substanz, welche zwischen dem sehr niedrig gewordenen Uterusepithel und dem mit der Uterusschleimhaut in Berührung stehenden Chorion liegt, so findet man braune Körnchen, aber keine schwarzen Granula.

An Schnitten aber in den Polarteilen dieser Anschwellung, wo die Schleimhaut dicker und ihre Bildung der des obigen Stadiums fast ähnlich ist, finde ich in den Drüsenzellen der verlängerten Drüsen zahlreiche schwarze Granula in zwei Reihen angeordnet und in der Höhle dieser Polarteile einige weissliche Krystalle, welche vielleicht die von Bonnet als Uterinstäbchen bezeichneten sind.

Stadium III.

Anschwellung 2 cm Länge, Durchmesser 16 mm, Dicke der ganzen Wand $1^{8}/_{10}$ mm, Länge des Embryos 1 cm.

An Schnitten durch die Mitte der Anschwellung und an den jüngeren mütterlichen Septen finde ich das Chorionepithel

(Fig 2, Ch. ep.) oder Ektoderm, von einer einreihigen Schicht von vieleckigen Zellen gebildet, an ihnen festklebend und mit ihnen einen Körper ausmachend. In dieser Schicht sind die schwarzen Körnchen in den Chorionepithelzellen in geringer Zahl und fast gleichförmig und liegen gegen die Spitze der mütterlichen Septen gerichtet. In der unter dem Epithel liegenden Syncytiumschicht (Fig. 2 Sync.) des mütterlichen Gewebes finde ich kleine unregelmässige Räume und noch nicht von Endothel eingekleidete Spalten, welche viele vollkommene und in Zerfall begriffene Blutkörperchen und fein granulierte Flüssigkeit enthalten. Die von dem Chorionepithel umschlossenen Teile werden mit sternförmigen (Fig. 2, st. Z.) mesodermalen Zellen und jüngeren Kapillaren ausgefüllt, welche nicht in die Tiefe eindringen und in ihrem Lumen Erythroblasten enthalten. In der Drüsenschicht, die sich durch erweiterte Krypten und Grundteile unterscheidet, finde ich in den Drüsenzellen der Krypten einige schwarze Körnchen und in ihrem Lumen wenige runde Zellen mit feinkörnigem Protoplasma.

An Schnitten durch die Polarteile, wo der Bau der Drüsen demjenigen des ersten Stadiums fast ähnlich ist, finde ich in den Drüsenzellen derselben zahlreiche, in zwei Reihen angeordnete, schwarze Körnchen und eine dunkelrote Flüssigkeit, welche von den Mündungen dieser Drüsen sich nach den kaum deutlichen Sinus laterales ergiesst. An den Mündungen der Polarsinus finde ich rings herum Blutgerinnsel mit Hämoglobinkrystallen und schwarzen Körnchen. In dem zwischenliegenden Bindegewebe der Drüsen gibt es viele einzelne oder in Massen auftretende Blutkörperchen (Heinricius, Strahl etc.) und andere in den Zwischenräumen der Epithelien, auf diesen, in der Uterushöhle, oder in Chorionepithelzellen, welche das ganze freie Ende ausfüllen (Heinricius, Duval etc.) Nirgends bemerke ich eine Epithelausstossung, woraus ich die Extravasation in den Polarsinus aufklären könnte; demzufolge bin ich der Meinung, dass sie einer aktiven Wirkung des Chorionepithels zuzuschreiben ist, welches die Eigenschaft besitzt, auch feste Elemente in sich aufzunehmen und sie einigermaßen zu absorbieren.

Die Blutaufnahme aus den Gefässen einer Anschwellung in diesem Stadium, durch den Blutkörperchenzählapparat von Thoma-Zeiss, zeigte die roten Blutkörperchen des venösen Blutes um 1,680,000 weniger als die des arteriellen.

Stadium IV.

Anschwellung 3 cm Länge, Durchmesser 2 cm, Dicke der Wand 2 cm, Länge des Embryos 12 mm.

An Schnitten durch die Mitte der Anschwellung finde ich eine Vermehrung der mütterlichen Septen und Erweiterung ihres Gefässlumens nach der Spitze zu. An jedem mütterlichen Septum erkenne ich die von jungen und grossen Endothelzellen begrenzte und mütterliches Blut enthaltende Gefässlichtung (Fig. 3, End. Z.) Das nach aussen von dieser Gefässlichtung liegende Syncytium (Fig. 3, Sync.) ist an der Spitze rudimentär, gegen die Basalteile zu zunehmend, und die im Syncytium sich befindenden Riesenzellen (Fig. 3, R. Z.) reicher als in dem früheren Stadium und längs der mütterlichen Septen laufend. In der äusseren Fläche jedes mütterlichen Septum sehe ich das an dem Syncytium fest anhaftende Chorionepithel (Fig. 3, Ch. ep.), welches bis zu dem Basalteile unregelmässige Rundung hat, während es in den dazwischen liegenden Räumen zylindrisch mit freiem angeschwollenem Ende ist und in Berührung mit dem Syncytium steht. Die schwarzen Körnchen in diesem Stadium sind in jeder Chorionepithelzelle zahlreicher; besonders reichlich sind sie aber in den Chorionepithelzellen an den Spitzen der mütterlichen Septen; dagegen nehmen sie gegen die Basalteile hin allmählich an Zahl ab bis zu gänzlichem Verschwinden. In dem Drüsenteile finde ich eine Erweiterung der Krypten mit adenoiden Vegetationen an ihren Wänden mit einem in Mitosen (Pyrenokinesie) begriffenen Zylinderepithel; ebenfalls schwarze Körnchen in ihren kubischen Zellen. In dem Lumen der Krypten sieht man einkernige runde Zellen, in deren Protoplasma einige schwarze und viele blasse runde und ansehnliche Körnchen, welche mit Eosin oder Safranin-Lichtgrün Färbung annehmen.

An Schnitten durch die Pole zeigen sich in der Schleimhautoberfläche adenoide Vegetationen mit zylindrischen Zellen, darunter die erweiterten Grundteile der Drüsen mit vielen schwarzen Körnchen in ihren bereits kubisch gewordenen Zellen. In dem Bindegewebe zwischen den Drüsen und den adenoiden Vegetationen finde ich eine grosse Zahl von Blutkörperchen; in dem freien Ende der Chorionepithelzellen kommen rote Blutkörperchen vor und in ihrem befestigten Ende schwarze Körnchen.

Die Zählung der festen Elemente einer Anschwellung dieses Stadiums zeigt die roten Blutkörperchen des venösen Blutes um 2,780,660 weniger als die des arteriellen.

Stadium V.

Anschwellung 36 mm Länge, Durchmesser 30 mm, Dicke der Wand $2^5/_{10}$ mm und Länge des Embryos 16 mm.

An Schnitten durch die Mitte der Placenta bemerkt man eine grosse Vermehrung der mütterlichen Septen und fötalen Zotten, von denen die letzteren, besonders in dem inneren Teile der Placenta dichter werden und eine Zunahme der ganzen Dicke der Placenta. Das Gerüst der mütterlichen Septen zeigt deutlicher die mütterlichen Gefässe mit ihren grossen Endothelzellen (Fig. 4, End. Z.), zeigt dagegen eine abnehmende Dicke des Syncytiums und ist mit Riesenzellen angefüllt, welche jetzt grösser als im früheren Stadium in ganzer Länge der Septen erscheinen. Das Chorionepithel ist an dem Syncytium ein wenig abgeplattet und seine Füllung mit schwarzen Körnchen (Fig. 4) lässt den Kern selbst verschwinden, in dem tieferen Teile aber, wo die Basis der mütterlichen Septen ist, wird das Chorionepithel zylindrisch, das neben ihm und unter ihm befindliche Syncytium ist reicher ausgestattet als an den Enden der Septen und zeigt einige schwarze Körnchen (Fig. 4, schw. K. S.) Untersucht man die Drüsenschicht dort, wo die Krypten sehr erweitert sind und in ihrem Lumen eine grosse Menge von vielen und einkernigen Zellen enthalten, so findet man das Vorkommen einiger schwarzen Körnchen in den Kryptenzellen und in kubischen Zellen der erweiterten Grunddrüsen.

An Schnitten durch den Randteil der Placenta (Randplacenta), wo die mütterlichen Septen und fötalen Zotten kürzer sind und das Chorion plötzlich von diesem in die Schleimhaut der Polarteile übergeht, treten die schwarzen Körnchen nur bei dem Chorionepithel und nicht im Syncytium auf.

An den Polarteilen, wo das Chorionepithel die Epithelzellen der adenoiden Vegetationen der Uterinoberfläche streift, verhalten sich die schwarzen Körnchen und die Extravasata der roten Blutkörperchen wie im früheren Stadium.

Die Zählung der festen Elemente einer Anschwellung in diesem Stadium zeigt die roten Blutkörperchen des venösen Blutes um 1,200,000 geringer als die des arteriellen.

Stadium VI.

Anschwellung 5 cm Länge, Durchmesser 35 mm, Dicke der Wand $2^{6}/_{10}$ mm, Länge des Embryos 3 cm.

An Schnitten durch die Mitte der Placenta sehe ich eine noch erheblichere Vermehrung der Zotten, welche mannigfaltige Windungen und Knickungen darbieten, wie auch Gefässe, welche sich nach den Spitzen der mütterlichen Septen zu erweitern. Das Syncytium in dem Zottengerüst nimmt in ganzer Länge desselben ab, demzufolge werden die darin befindlichen Riesenzellen deutlicher (Fig. 5, R. Z.) Das Chorionepithel, welches die ganzen Zotten entlang abgeplattet ist und in der Tiefe zylindrisch wird, und mit dem Drüsenteile der Krypten zusammenhängt, zeigt wegen des Verschwindens des Syncytiums in den Chorionepithelzellen schwarze Körnchen, welche weniger zahlreich als in dem früheren Stadium sind. Ausser den in den Chorionepithelien liegenden schwarzen Körnchen findet man solche auch im Syncytium des mütterlichen Gewebes der ganzen Länge nach (Fig. 5). In der Drüsenschicht, wo die Erweiterung der Krypten grösser, und auch die adenoiden Vegetationen bedeutend grösser sind, finde ich in ihrem Lumen viele einkernige und vielkernige Zellen, deren Protoplasma von schwarzen und blassen, sich mit Safranin lichtgrün färbenden Körnchen erfüllt ist. Im Grunde der Drüsen sehe ich in den kubischen Zellen derselben schwarze Körnchen.

An Schnitten durch den Randteil (Randplacenta) sind die schwarzen Körnchen in dem Chorionepithel gleichförmig und im Syncytium in geringer Zahl vorhanden.

An Schnitten durch die Polarteile, wo sich die Sinus laterales mehr erweitern, verhalten sich die schwarzen Körnchen in den Chorionepithelzellen wie bei den Drüsen in derselben Quantität wie in Stadium V.

Die Zählung der festen Elemente einer Anschwellung dieses Stadiums zeigt die roten Blutkörperchen des venösen Blutes um 2,800,000 weniger als die des arteriellen.

Ich unterlasse die Beschreibung der schwarzen Körnchen an drei anderen Stadien resp. Anschwellungen, 6 cm, 8 cm, 85 mm, und erwähne nur, was bei den letzten Perioden der Schwangerschaft vorkommt.

Stadium VII.

Anschwellung 9 cm Länge, Durchmesser 45 mm, Dicke der Wand $3^{5}/_{10}$ mm, Länge des Embryos 6 cm.

Ich lasse das aus der makroskopischen Untersuchung und nach der Eröffnung einer Anschwellung den Embryologen schon bekannte, d. h. den sehr deutlichen Randteil, das von diesem Teil gegen die übrige von ihm berührte Uterinschleimhaut hinziehende Chorion, die Erweiterung der Sinus laterales etc. aus, und gehe auf die Beschreibung der morphologischen Verhältnisse der Zotten und der darin liegenden schwarzen Körnchen ein.

An Schnitten durch die Mitte der Placenta bilden die mütterlichen Septen und fötalen Zotten zwei Lagen; eine dickere, die nach der inneren Fläche der Placenta zu, und eine lockere, nach aussen von dieser gelegene Schicht. Diese beiden Lagen sind mit blossem Auge in mikroskopischen Schnitten leicht erkennbar und werden durch variierende Richtung der Zotten bedingt. Von diesen Schichten soll die innere, aus vielfach sich windenden Zotten bestehend, wegen des labyrinthischen Verlaufs der darin liegenden Zotten, als Labyrinth bezeichnet werden. Die nach aussen von diesem Labyrinth liegende Schicht, welche die Placenta in grosser Ausdehnung bedeckt, aus geraden, mütterlichen Septen zusammengesetzt ist, und durch dickere fötale Zotten abgetrennt wird, kann als Schicht der geraden Zotten bezeichnet werden. Diese Unterscheidung in zwei Schichten, welche sich auf das morphologische Bild der Zotten stützt, spielt eine grosse Rolle bei den schwarzen Körnchen, wie auch bei dem gesamten Bau der mütterlichen Septen. Im Labyrinth ist das Chorionepithel ohne scharfe Grenzen abgeplattet und zeigt in einem feinkörnigen Protoplasma weniger zahlreiche schwarze Körnchen als früher (Fig. 6, Ch. ep. schw. K.) Durch das Verschwinden des Syncytiums werden die in den mütterlichen Septen sich befindenden Riesenzellen besser gesehen. In dem peripherischen Teile ihres Protoplasmas treten einige schwarze Körnchen auf. Im Bereiche der geraden Zotten, woselbst das Chorionepithel, besonders in der Tiefe, kubisch ist, und in den Zwischenräumen der Basen der mütterlichen Septen sehr zylindrisch wird, nehmen die schwarzen Körnchen an Zahl zu, und überfüllen den befestigten Teil ihrer zylindrischen Zellen. Ihr Syncytium ist gering und zeigt besonders in der Basis der mütterlichen Septen nur einige schwarze Körnchen.

Die Riesenzellen dieses Teiles weisen selten solche auf. In den Drüsen bemerkt man nicht nur eine grosse Erweiterung der Krypten mit den darin hervortretenden grossen adenoiden Vegetationen und den in ihrem Lumen freiliegenden ein- und vielkernigen Zellen, sondern auch der Grundteile der Drüsen, in deren kubischen Zellen nur schwarze Körnchen auftreten. Solche fehlen in den Kryptenzellen, und kommen nur in den ein- und vielkernigen Zellen mit anderen durch Safranin-Lichtgrün sich färbenden Körnchen vermischt vor.

An Schnitten durch den von dem Chorion gut gestützten Randteil (Randplacenta) gibt es keine Unterscheidung in Labyrinth und gerade Zotten, da die mütterlichen Septen sich gleich von Anfang an in Windungen entwickeln. Die in diesem Teile liegenden schwarzen Körnchen verhalten sich analog dem Labyrinth.

An Schnitten durch die Pole, wo die Sinus laterales ziemlich erweitert sind. sind die adenoiden Vegetationen der Uterinschleimhaut und die Chorionzotten zahlreicher und sie verschlingen sich ineinander, während ihre Epithelschichten bis zu dem Sinus lateralis hin in Berührung bleiben. In diesem Teile sind die schwarzen Körnchen an dem befestigten Teile der langgestreckten Chorionepithelzellen und in den kubischen Zellen der sehr ausgedehnten Grundteile der Drüsen zu sehen. Am freien Ende der Chorionepithelzellen finde ich das Chorion durch eine grosse Zahl von Blutkörperchen überfüllt (Heinricius etc.) Dieselben habe ich in vollkommenem Zustande in Detritus und im Gerüst der adenoiden Vegetationen gefunden.

Die Zählung der festen Elemente einer Anschwellung dieses Stadiums zeigt die roten Blutkörperchen des venösen Blutes um 1.800.000 weniger als die des arteriellen.

Stadium VIII.

Anschwellung 105 mm Länge, Durchmesser 50 mm, Dicke der Wand in der Mitte 4 mm, Länge des Embryos 80 mm.

An Schnitten durch die Mitte der Anschwellung in diesem Stadium ist eine Unterscheidung in Labyrinth und gerade Zotten nicht mehr möglich, weil die das Labyrinth des früheren Stadiums bildenden Zotten jetzt in die Lage der geraden Zotten hineingewachsen sind, und sich mit ihnen vermengt haben. Die mütterlichen Septen dieses Stadiums sind durch das Verschwinden des

Syncytiums und ihre Ausdehnung dünner geworden, und werden nur aus ihrem dichtgedrängten, mit Endothelzellen ausgekleideten, und mit roten und weissen Blutkörperchen versehenen zentralen Gefässlumen (Fig. 7 m. G.) und aus den ausserhalb liegenden Riesenzellen (R.Z.) gebildet. Die mütterlichen Septen werden von dem Chorionepithel bedeckt, welches einerseits wegen der Resorption des Syncytiums. andererseits wegen der Wucherung vieler Kapillaren den embryonalen Zotten ein anomales Aussehen gibt (Fig. 7, Ch. ep.) So geht es bis zu dem Basalteile der mütterlichen Septen, wo das Chorionepithel allmählich zunehmend, an den Enden der fötalen Zotten eine kolossale Grösse in zylindrischer Form erreicht (Fig. 8, Ch. ep.) Das Chorionepithel enthält an der Basis der fötalen Zotten nur einige schwarze und braune Körnchen. An der Übergangsstelle, wo das Epithel kubisch und zylindrisch wird, sind die schwarzen Körnchen zahlreicher und liegen bei den Zylinderzellen an dem basalen Ende, während ihre freien Enden mit roten und weissen Blutkörperchen und hinreichendem Detritus gefüllt sind (Fig. 8, Ch. ep. mit schw. K. u. z. Bl. K.) Im wesentlichen verhält sich diese in der Tiefe liegende Epithelschicht wie das Chorionepithel, welches die übrige ausserhalb der Placenta liegende Uterinschleimhaut überdeckt. An manchen Stellen fällt dieses zylindrische Epithel in das Lumen der Krypten, und man kann es gemischt mit anderen Zellen sehen. Abgesehen von den schwarzen Körnchen in den Chorionepithelzellen finde ich solche auch in den Riesenzellen auf. In der Drüsenschicht enthalten die erweiterten Krypten, von deren Wänden aus zahlreiche adenoide Vegetationen ausgehen, die mit kolossalen zylindrischen Zellen versehenen Spitzen der fötalen Zotten; ebenfalls enthalten sie in ihrem Lumen grosse und kleine Kügelchen, welche sich durch Eosin und Safranin-Lichtgrün färben, einige rote Blutkörperchen, losgerissene Epithelzellen der Zotten, und zahlreiche ein- und vielkernige Zellen mit vielen schwarzen Körnchen in ihrem Protoplasma. Die Gründe der hier sehr wenigen Drüsen erweitern sich, und besitzen in ihren kubischen Zellen schwarze Körnchen in zwei Reihen.

An Schnitten durch den Randteil (Randplacenta) bilden die mütterlichen Septen wirbelartige Haufen, und enthalten einige schwarze Körnchen in den Chorionepithelzellen wie in den Riesenzellen. Ausserhalb des Randteiles geht von der Uterinschleimhaut

ein grosser Ausläufer aus, der bis an die Randoberfläche der Placenta reicht und in mehr kontinuierlicher Weise gegen die Periplacenta resp. die Peripherie der Placenta hinzieht. Dieser Ausläufer, welcher meist von dem hervorragenden Randteil der Placenta in dieser Periode verdeckt wird, zeigt in seiner Oberfläche als Koerkringsche Falten kleine adenoide Vegetationen, mit welchen das von der Placenta ihnen entgegenkommende Chorion durch seine Zotten in Berührung tritt. Zwischen den beiden Epithelschichten, resp. Chorionepithel und adenoide Vegetationen, befinden sich zahlreiche Blutkörperchen (Heinricius, Strahl, Lieberkühn etc.) An Schnitten durch die Pole, wo die Sinus laterales vorhanden und wegen der Vermehrung des Embryos halb mondförmig sind, hat das Epithel der adenoiden Vegetationen homogenes Protoplasma, dasjenige des Chorions aber, welches stark zunimmt, ist in dem freien Ende von roten Blutkörperchen und Detritus und im befestigten Ende von schwarzen Körnchen ausgefüllt. In den kubischen Zellen der erweiterten Grundteile gibt es auch schwarze Körnchen, in zwei Reihen angeordnet. Die Nährflüssigkeit in den Sinus laterales enthält rote Blutkörperchen, Detritus und freie oder im Protoplasma der in Sinus laterales abgefallenen Zellen liegende schwarze Körnchen.

Die Zählung der festen Elemente einer Anschwellung dieses Stadiums zeigt die roten Blutkörperchen des venösen Blutes um 1.173,334 weniger als die des arteriellen.

Zusammenfassung.

Indem ich meine Untersuchungen über die verschiedenen Placentarentwicklungsstadien zusammenfasse, finde ich, dass schwarze Körnchen, d. h. Fett, in der Drüsenschicht des Polarteiles und an den Berührungsstellen des mütterlichen und fötalen Gewebes auftreten; dass sich die in der Drüsenschicht liegenden Fettkörnchen stets in den Drüsen der Polarteile jeder Anschwellung ausbilden, periodisch aber und in wechselnder Menge an der Stelle, wo sich die Placenta differenziert.

Vor der Eiinsertion in die Epithelschicht der Uterushörner zeigt die ganze Oberfläche der Drüsenschicht in ihren Drüsenzellen schwarze oder Fettkörnchen in zwei Reihen. Nach der

Keimblätterausbildung und dem Auftreten der Uterinkrypten verschwinden die Fettkörnchen von diesen Zellen. Von dem Stadium, wo die Länge der Embryonen 1 cm erreicht, treten sie wieder in den Kryptenzellen auf. Bei den weiteren Stadien, wo das Chorion tiefer eingedrungen ist, erscheinen Fettkörnchen in der tieferen Drüsenschicht, d. h. im Grunde der Drüsen, deren Zellen aus zylindrischem in kubisches Epithel übergeht. Die in den fötalen Zotten und dem mütterlichen Gewebe auftretenden Fettkörnchen erscheinen bis zur Mitte der Gravidität in der Chorionektodermschicht, welche in Berührung mit den mütterlichen Geweben steht, anfangs seltener, später dagegen sind sie zahlreicher bei den bis zur Mitte der Schwangerschaft beschriebenen Stadien, insbesondere sind sie reichlich in Anschwellungen von 3 cm vorhanden. In den Stadien, wo der Embryo die 3 cm übertrifft, bis zum Ende der Schwangerschaft, treten die Fettkörnchen im Syncytium und in den Riesenzellen wieder auf. Die Ausbildung dieser Fettgranula beginnt in den wenigen an der Innenseite der Placenta liegenden Chorionepithelzellen, d. h. in den mit dem Syncytium des mütterlichen Gewebes in Berührung stehenden Epithelzellen; dann aber vermehren sich die Fettgranula bis zum Stadium, wo die Länge des Embryos 2 und 3 cm erreicht, während sie in den letzten Stadien der Gravidität an Zahl abnehmen. Von dem Stadium, wo das unter dem Chorionzottenepithel liegende Syncytium an Volumen abnimmt, wegen allmählicher Auflösung, und das in der Tiefe und gegen die Krypten hin befindliche verschwindet, indem es nach und nach in die erweiterten Kryptenhöhlen hinabfällt, beginnt das Auftreten der Fettkörnchen im Syncytium und dem Protoplasma der in die Krypten hineingefallenen ein- und vielkernigen Zellen.[1]) Bei den letzten Stadien und an Anschwellungen von 8 und 9 cm Länge, wo das ganze Syncytium der mütterlichen Zotten wie auch das an den Krypten vorhanden gewesene verschwunden ist, und das Gefässendothel des mütterlichen Gewebes das Chorionepithel berührt, und nur

[1]) Viele von den Embryologen (Duval, Heinricius, Strahl etc.) sehen diese als einen Ausfall der Drüsenepithelzellen an. Die genaue Untersuchung aber, besonders des Kernes und der Gestalt derselben Zellen hat mich überzeugt, dass die meisten davon Syncytiumzellen sind, und dass es sich nur in den letzten Stadien um einen Ausfall der Drüsenepithelzellen und einiger langgestreckten Chorionepithelzellen handelt.

stellenweise durch die Riesenzellen getrennt wird, finden sich die Fettkörnchen in diesen Riesenzellen und in ihrem peripherischen Teile. Bei diesen letzten Stadien, besonders wo das Syncytium absorbiert wurde, oder dasselbe als Zellen und Zellenmassen in die Kryptenhöhlen hinabgefallen ist, und das Chorionepithel sehr tief hineingewachsen ist, erscheinen die Fettgranula im ganzen weniger zahlreich als in den früheren Stadien. Was die verschiedenen Teile betrifft, so sind sie weniger zahlreich in den Labyrinthzotten und der Innenfläche der Placenta, aber in grösserer Menge an den geraden mütterlichen Scheidewänden, besonders an den langgestreckten und kolossalgewordenen Chorionepithelzellen. Es kommt also hier das Entgegengesetzte der ersten Stadien vor.

Resultate.

Aus den oben mitgeteilten Befunden ergibt sich, dass in der mütterlichen wie in der fötalen Placenta von den ersten Stadien der Gravidität an bis zum Ende derselben zahlreiches Fett gebildet wird, welches sich in fast gleichförmigen Fettkörnchen bemerklich macht. Dieses in den Chorionepithelzellen und den Uterindrüsen befindliche Fett darf man nicht als eine Degeneration derselben ansehen, da alle beiden sich in kontinuierlicher Vermehrung ihrer Elemente befinden und auch in ihrem Bau bis zu den letzten Entwicklungsstadien fast unveränderlich bleiben. Ferner handelt es sich nicht um eine Fettinfiltration, da in der Drüsenschicht und an den Polarteilen der Anschwellungen bis zur Mitte der Schwangerschaft nur die Oberfläche des Drüsenteiles Fettgranula in zwei Reihen besitzt, aber auch in dem Syncytium der mütterlichen Zotten und ihrem Gefässlumen fast bis zur Mitte der Gravidität nirgends freie oder befestigte Fettkörnchen neben den zahlreichen weissen Blutkörperchen zu treffen sind. Es ist sogar auffallend, dass mit dem Fortschreiten der Schwangerschaft auch die Adiposa und das Fettgewebe der Eingeweide zunimmt.[1]) Diese Fettkörnchen, welche sich von der Mitte der Schwangerschaft an und in den letzten Stadien derselben in dem Syncytium und in den Riesenzellen finden, wie auch in den Zellen, die in

[1]) Ich muss hier bemerken, dass die Tiere Mus ratus albus und Meerschweinchen ausschliesslich vegetale Nahrung nehmen.

die Kryptenhöhlen hinabfallen, stellen wahrscheinlich eine Degeneration derselben dar, da alle diese, Syncytium, ausgefallene Zellen und Riesenzellen, mit dem Vorschreiten der Gravidität allmählich verschwinden, und die Produkte dieser Degeneration mit den Blutkörperchen und mit der aus den Drüsenzellen ausgesonderten Flüssigkeit von den sehr langgestreckten kolossalen Zellen des bereits in die Tiefe hinein gedrungenen Chorions aufgenommen und resorbiert werden.[1]) Zu diesem Resultate komme ich aus der Untersuchung der Präparate der letzten Stadien, wo die Fettkörnchen in den die Spitze der mütterlichen Scheidewände überdeckenden Chorionepithelzellen sehr wenig zahlreich sind, dagegen zahlreich in denjenigen Zellen, die in unmittelbarer Beziehung (Spitze der fötalen Zotten) mit den Drüsenzellen der adenoiden Vegetationen der Krypten und der Polarteile stehen.

Das somit in der Placenta materna und fötalis befindliche Fett sehe ich für die Fötalentwicklung sehr nützlich an,[2]) weil die in grosser Wucherung begriffenen zelligen Elemente ausser dem eiweisshaltigen Stoff auch Kohlenwasserstoffes und Fettes[3]) bedürfen. Dass auch Kohlenhydrate in den Embryo, und zwar in grosser Menge eindringen, wurde durch die Arbeiten von Duval, Cl. Bernard, Maximow, Marchand und anderer über Glycogenbildung nachgewiesen. Dass aus dem Eiweiss Fett in den Drüsen gebildet wird, darüber werden wir durch viele experimentelle Arbeiten überzeugt.[4]) Um aber die Fettbildung aus dem Protoplasma der Chorionepithelzellen der Placenta und das Auftreten von Fettgranula in dem allmählich verschwindenden Syncytium und der Peripherie der Riesenzellen zu erklären, so denke ich auf Grund der diesbezüglichen Arbeiten von Fraenkel, Goepert, Fleischer, Penzold etc., dass diese Fettbildung in den Chorionepithelzellen der Placenta und in dem Polarteil-Chorion, einem Sauerstoffmangel verdankt wird, wodurch eine

[1]) Duval, Heinricius und andere nehmen eine allmähliche Resorption des Syncytiums an, ohne von seiner Fettdegeneration zu sprechen.

[2]) Bonnet erwähnt, dass das in den Uterinepithelzellen befindliche Fett zur Ernährung des Embryos in den ersten Stadien dient.

[3]) Bouchard erwähnt, dass bei deren Vorhandensein eine grosse Zellenvermehrung und neue Wucherungen, auch schwarze Fettgranula auftreten.

[4]) Unter vielen anderen ist Nicolaides der Meinung, dass die Fettgranula in den Zellen der Brunnerschen Drüsen aus Eisweiss dieser Zellen erzeugt werden.

Spaltung der Eiweissmoleküle seiner Zellen stattfindet, wobei sich N-freie Moleküle bilden, von denen sich die einen als Glycogen, die anderen als Fettkörnchen ablagern.

Diesen Sauerstoffmangel erklärt, wie ich glaube, der grosse Abgang an Blutkörperchen in den Vakuolen des Syncytiums, in dem Drüsenbindegewebe, und in der Höhle der Polarteile, welcher nicht nur durch die mikroskopischen Untersuchungen deutlich wird (da viele davon ineinander laufen und sich in Detritus umbilden), sondern auch durch die von mir zum ersten Mal angewendeten Zählungen der ein- und ausgehenden festen Blutelemente in den Blutgefässen der Anschwellungen der Gebärmutterhörner bei der Katze in den verschiedenen Entwicklungsstadien.

Literaturverzeichnis.

v. Beneden: Recherches sur la formation des annexes foetales chez les mammifères. Archiv de Biologie 1884.

Bonnet: Über Embryotrophe. Deutsche med. Wochenschrift No. 45.

Bouchard: Maladies par rallentissement de la nutrition. Paris 1880.

Chantemesse et Podwyssotsky: Pathologie générale et expérimentale 1901.

Duval, M.: Le placenta des rongeurs.

Derselbe: Le placenta des carnassiers.

Derselbe: Le placenta des cheiroptères.

Ercolani: Mémoires sur les glandes utriculaires de l'uterus et sur les organes glandulaires de nouvelle formation etc. Trad. Fr. par Bruch et Andeini Alger.

Fleischer: Virchows Arch., T. 87.

Fleischmann: Die einheitliche Placentabildung bei Nagetieren. Sitzb. der königl. preuss. Akad. der Wissensch. zu Berlin XXVI.

Fraenkel: Über den Einfluss der verminderten Sauerstoffzufuhr zu dem Gewebe auf den Eiweisszerfall im Tierkörper. Virchows Arch., Bd. 67.

Greichton: On the physiol. type of the Giand celles of tubercles and granulations. Journal of Anat. and Phys., Vol. XIII.

Harris: On Rapid Conversion of Haematoxylin into Hematin in Staining Reaction. Journ. of Appl. Microscopy, Vol. III, No. 3.

Heidenhain, M.: Über die Paraffineinbettung mit Schwefelkohlenstoff als Durchgangsmedium. Zeitschr. f. wiss. Mikr. etc., Bd. XVIII.

Hertwig, O.: Embryologie. 1900.

Heinricius: Über die Entwicklung und Struktur der Placenta beim Hunde. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889.

Derselbe: Über die Entwicklung und Struktur der Placenta bei der Katze. Bd. XXXVII, 1891.

Kadküne: Contribution à l'histologie de la glande mammaire en activité. These de St. Petersb. 1890.

Kastschenko: Das menschliche Chorionepithel und dessen Rolle bei der Histogenese der Placenta. Archiv f. Anat. u. Physiol., Anatom. Abt. 1885.

Kollmann: Über die Entwicklung der Placenta bei den Makaken. Anat. Anz. XVII.

Derselbe: Die Entwicklungsgeschichte des Menschen. 1898.

Kossmann: Zur Syncytiumfrage. Verhandl. der Deutschen Gesellsch. f. Gynäkologie.

Derselbe: Zur Histologie der Chorion-Zotten des Menschen. Festschrift zum siebenzigsten Geburtstage Rudolf Leuckarts. 1892.

Leopold, G.: Über den Bau der Placenta. Archiv für Gynäkologie, Bd. XXXV, 1889.

Leopold, Boht u. Marchesi: Zur Entwicklung und Bau der menschlichen Placenta. Archiv f. Gynäkologie, Bd. 59.

Lewinson: Zur Methode der Fettfärbung. Zeitschr. f. wiss. Mikr. u. mikr. Techn., Bd. XVII.

Marchand: Beiträge zur Kenntnis der Placentabildung. Die Placenta des Kaninchens mit Bemerkungen über die Placenta der Katze. Schrift. der Gesellsch. zur Beförderung der gesamten Naturwiss. zu Marburg.

Maximow: Zur Kenntnis des feineren Baues der Kaninchen-Placenta Archiv f. mikr. Anat., Bd. 51.

Derselbe: Die ersten Entwicklungsstadien der Kaninchenplacenta. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 56.

Minot, C.: Uterus and Embryo. Bubbit. Man. Journal of Morphology, Vol. II, 1889.

Nicolaides, R.: Über den Fettgehalt der Drüsen im Hungerzustande und über seine Bedeutung. Archiv f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt. 1899.

Opitz: Vergleich der Placentabildung bei Meerschweinchen, Kaninchen und Katze mit derjenigen beim Menschen. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn., Bd. 41.

Robinson, A.: The nutritive importance of the Yolk sac. The Journal of Anat. and Physiol., Vol. XXVI.

Rohr: Die Beziehungen der mütterlichen Gefässe zu den intervillösen Räumen. Virchows Archiv, Vol. CXV, 1889.

Rosenthal: Über den Nachweis von Fett durch Färbung. Zeitschr. f. wiss. Mikr. etc., Bd. XIX.

Satta: Über das Vorkommen von Fett in pathol. Gewebe. Eine Untersuchung mit Soudan III. Zeitschr. f. wiss. Mikr. etc., Bd. XVIII.

Sobotta: Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. etc., Bd. XLV.

Strahl: Der Uterus gravidus von Galago agisymbanus. Schrift der Senckenbergischen naturf. Ges. zu Frankfurt a. M.

Derselbe: Untersuchungen über den Bau der Placenta. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1889.

Derselbe: Die menschliche Placenta. Merkel et Bonnet, Ergebnisse der Anatomie u. Entw., Vol. II, 1892.

Derselbe: Neues über den Bau der Placenta. Ergebn. der Anat. und Entw., Vol. VI.

Tafani, A.: Sulle condizione utero-placentari della vita fetale. Archiv della scuola d'anatomia pathologica, Vol. IV.

Turner: Observations on the structure of the human placenta. The Journal of Anat. and Physiology, Vol. VII, 1873.

Virchow, R.: Über die Bildung der Placenta. Verhandl. d. phys.-med. Ges. Würzburg.

Voit: Fettbildung im Tierkörper. Zeitschr. f. Biol., Bd. V, 1869.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XVIII.

Fig. 1. Schleimhautquerschnitt einer Anschwellung (Stadium I) des Uterinhorns der Katze, wo man in schrägem Schnitte den Drüsen-Grundteil mit den zweierlei Zellen derselben, und im Querschnitte derselben den oberen geradlinigen Teil unterscheidet. Zeiss hom. Imm. 1/12. Photogr. Okul. No. 2. Länge der photographischen Kammer 1,20 cm.

1 a = Granulierte Zellen; 1 b = Zellen mit homog. und durch Osmiumsäure sich dunkel färbendem Protoplasma; schw. K. = schwarze Körnchen in den Drüsenzellen der geraden oder verlängerten Drüsen.

Fig. 2. Teil der inneren Schicht der Placenta der Anschwellung (Stadium III), worin man die mütterlichen und fötalen Zotten sieht. Zeiss hom. Imm. 1/12. Länge der photogr. Kammer 1,20 cm.

Ch. ep. = Chorionepithel; schw. K. = schwarze Körnchen in den Chorionepithelzellen; Sync. = Syncytium der mütt. Septen; R. = Räume mit mütt. Erythrocyten; R. Z. = Riesenzellen; m. G. = mütt. Gefässe mit Erythrocyten; str. Z. = Stern-Zellen; er. = Erythroblasten in embryonalen Kapillaren.

Fig. 3. Teil der inneren Schicht der Placenta der Anschwellung (Stadium IV). Zeiss hom. Immers. 1/12. Länge der photographischen Kammer 1,20 cm.

Ch. ep. = Chorionepithelzellen mit schwarzen Körnchen; Sync. = Syncytium; R. Z. = Riesenzellen; End. z. = Endothelzellen der mütt. Zotten-Gefässe; f. G. = fötale Gefässe mit Erythroblasten.

Fig. 4. Teil der inneren Schicht der Placenta der Anschwellung (Stadium V). Zeiss Ölimm. 1/12. Länge der photographischen Kammer 1,20 cm.

Ch. ep. = Chorionepithel, darin die schwarzen Körnchen; Sync. = Syncytium, darin wenige schwarze Körnchen; End. z. = Endothelzellen der mütt. Gefässe; R. Z. = Riesenzellen; f. G. = fötale Gefässe mit Erythroblasten.

Fig. 5. Teil der inneren Schicht der Placenta der Anschwellung (Stadium VI). Zeiss Ölimm. 1/12. Länge der photographischen Kammer 1,20 cm.

Ch. ep. = Chorionepithel mit schwarzen Körnchen; Sync. = Syncytium mit schwarzen Körnchen; R. Z. = Riesenzellen; m. G. = mütt. Gefässe mit Endothelzellen; f. G. = fötale Gefässe mit Erythrocyten.

Fig. 6. Teil der inneren Schicht der Placenta der Anschwellung (Stadium VII); man sieht die vielfach sich windenden mütterlichen und fötalen Zotten. Zeiss Ölimm. 1/12. Länge der photographischen Kammer 1,20 cm.

Ch. ep. = Chorionepithel mit wenigen schwarzen Körnchen; Sync. = Syncytium mit wenigen schwarzen Körnchen; R. Z. = Riesenzellen mit schwarzen Körnchen; m. G. = mütt. Gefässe mit Erythrocyten; f. K. = fötale Kapillaren mit Erythrocyten.

Fig. 7. Teil der innern Schicht der vorigen Anschwellung (Stadium VIII). Zeiss Ölimm. 1/12. Länge der photographischen Kammer 1,20 cm.

m. G. = mütt. Gefässe der mütt. Septen mit Erythrocyten und abgeplatteten Endothelzellen; R. Z. = Riesenzellen mit schwarzen Körnchen; Ch. ep. = Chorionepithel mit geringen schwarzen Körnchen; f. K. = fötale Kapillaren mit Erythrocyten.

Fig. 8. Teil der tiefen Schicht der Anschwellung Stadium 8.

f. Z. = fötale Zotten in den Lumen der Krypten; k. Ch. ep. = kubisches Chorionepithel mit schwarzen Körnchen in ihrem befestigten Teile; c. Ch. ep. = cylindrische Kolossal-Chorionepithel mit vielen schwarzen Körnchen in ihrem befestigten Teile, und vielen roten Blutkörperchen an ihrem freien Ende; Sync. = Überrest des Syncytiums; m. G. = mütt. Gefässe mit Erythrocyten und Leycocyten; Kr. = Krypten, in deren Lumen viele Kügelchen, rote Blutkörperchen, losgerissene Epithelzellen und zahlreiche ein- und vielkernige Zellen mit schwarzen Körnchen in ihrem Protoplasma vorhanden sind; ad. v = adenoide Vegetationen.

Aus dem pathologisch-anatomischen Institute der Universität Marburg a. d. L.

Die Protoplasmafasern der menschlichen Epidermiszellen.

Von

Privatdozent Dr. **Herm. Schridde.**

Hierzu Tafel XIX und 3 Textfiguren.

Seit den Untersuchungen M. Schultzes[1]) über die „Stachel- und Riffzellen" der Epidermis sind die Fortschritte auf diesem Gebiete vor allem durch die Vervollkommnung unserer Technik, besonders durch die Resultate spezieller Färbemethoden bedingt worden. In erster Linie ist es die Weigertsche Fibrinfärbemethode gewesen, mit welcher verschiedene Autoren — ich nenne hier nur Kromayer,[2]) Herxheimer,[3]) Beneke[4]) — den feineren Aufbau der menschlichen Oberhaut studiert haben.

Weiter hat Weidenreich[5]) ausführlich von seinen Untersuchungen über die Epidermis berichtet, welche auf einer Färbung der Fasern mit Bordeaux-Eisenhämatoxylin-Rubin basieren. Und endlich hat Unna[6]) mit seiner Wasserblau-Orcein-Methode die

[1]) M. Schultze. Die Stachel- und Riffzellen der tieferen Schichten der Epidermis, dicker Pflasterepithelien und der Epithelialkrebse. Virchows Archiv, Bd. 30, 1864.

[2]) E. Kromayer. Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, 1892.

[3]) K. Herxheimer und H. Müller. Über die Deutung der sogenannten Epidermisspiralen. Arch. f. Derm. u. Syph., Bd. 36, 1896. K. Herxheimer. Über die Struktur des Protoplasmas der menschlichen Epidermiszelle, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 53, 1899.

[4]) Beneke. Über einige Resultate einer Modifikation der Weigertschen Fibrinfärbungsmethode. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat., 1893. — 66. Versammlung deutscher Naturforscher 1894.

[5]) F. Weidenreich. Über Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. Dieses Archiv, Bd. 56, 1900 (vergl. auch Bd. 57).

[6]) P. G. Unna. Eine neue Darstellung der Epithelfasern und die Membran der Stachelzellen. Monatsh. f. pract. Derm., Bd. 37, 1903. — Neue Tatsachen aus der feineren Anatomie der Oberhaut. Deutsche Medizinalzeitung 1903, No. 73. — Über Epithelfaserung. Münch. med. Wochenschr. 1903, No. 15.

histologischen Verhältnisse der äusseren Haut untersucht und in mehreren Arbeiten mitgeteilt.

Wenn ich nun trotz aller dieser sorgfältigen Untersuchungen von neuem in dieser Frage das Wort nehme und schon damit sage, dass die Ergebnisse meiner Studien Differenzen von den bisher bekannten Befunden aufweisen, so geschieht das in dem Bewusstsein, neue Methoden gefunden zu haben, welche mir den bisher angewandten in manchem überlegen zu sein scheinen. Vor allen Dingen gelingt es, mit meinen Methoden in sehr präziser Weise das eigentliche Protoplasma der Zelle in einem mit den Protoplasmafasern auf das schärfste kontrastierenden Farbentone darzustellen. Das Protoplasma weist eine klare, gelblich-bräunliche Tönung auf, während die Fasern in einem ausgesprochenen Karmoisinrot erscheinen.

Die zu dem vorliegenden Zwecke angewandten Methoden — eine bestimmte Fixierungs- und Beizungsmethode und eine spezielle Färbung — sind von mir in erster Linie zur Darstellung der Zellkörnelungen benutzt und haben eine ausführliche Beschreibung in meiner Arbeit „Beiträge zur Lehre von den Zellkörnelungen"[1]) erfahren. Die Methode besteht darin, dass die betreffenden Gewebsstückchen lebenswarm in Formol-Müller fixiert, dann in Osmiumtetroxydlösung gebeizt und mit dem Altmannschen Anilinwasser-Säurefuchsin-Gemisch gefärbt werden.

Dass durch diese Methoden keine Trugbilder, keine Artefakte hervorgerufen werden, habe ich, wie ich glaube, in erschöpfender Weise in meiner schon zitierten Arbeit dargetan und kann mir daher an dieser Stelle ein weiteres Eingehen auf diese wichtige Frage ersparen.

Die im nachstehenden wiederzugebenden Befunde sind an Schnitten erhoben worden, welche den Randpartien mehrerer Lupusaffektionen und eines durch Röntgenstrahlen verursachten Geschwüres der Vola manus entstammen. Es ist selbstverständlich nur vollkommen intaktes Epithel zum Studium verwendet worden. Jedoch könnte immerhin der Einwand gemacht werden, dass die hier erhaltenen Bilder von den normalen Verhältnissen mehr oder weniger abweichen könnten, da die Stücke aus der Nähe pathologischer Prozesse herrühren. Diesen Einwurf kann ich

[1]) Anatom. Hefte, Heft 85/86, 1905.



aber von vornherein damit zurückweisen, dass ich auch an normalen ovm Oberschenkel stammenden Hautstückchen inbezug auf die Protoplasmafasern vollkommen indentische Befunde notieren konnte. Ich wähle jedoch zur Schilderung die erst erwähnten Präparate, weil hier die bekanntlich in grösserer Mächtigkeit vorhandene Epidermis viel klarere und elegantere Resultate darbietet, als die eine geringere Schichtigkeit aufweisende Oberhaut des Oberschenkels. Die gleichen Verhältnisse habe ich auch an den Epidermiszellen des spitzen Condyloms feststellen können.

In Kürze werde ich in der folgenden Darstellung auch die Befunde der früheren Autoren prüfen, soweit ihnen meine Resultate widersprechen.

Die Paraffinschnitte, welche der nachstehenden Schilderung zugrunde liegen, haben durchweg eine Dicke von 1,5—2 μ, da nur an derart dünnen Präparaten die äusserst zarten hier infrage kommenden Elemente eine tadellose Darstellung und einwandfreie Deutung erfahren können. Die Schnittrichtung geht absolut senkrecht durch Oberhaut und Corium, weil allein an solchen Schnitten die wahren Verhältnisse zur Anschauung gebracht werden können, während schräg gerichtete Schnitte, wie sie Kromayer und auch Weidenreich benutzt haben, zu Trugschlüssen Veranlassung geben. Hierauf werde ich später noch zurückkommen.

Ich werde zuerst die tiefsten Schichten der Oberhaut zur Darstellung heranziehen und dann schrittweise die weiteren der Oberfläche sich mehr und mehr nähernden Zellagen besprechen. Für zweckmässig halte ich es gleich hier zu betonen, dass ich bei den Epidermiszellen unterscheide das eigentliche Protoplasma, welches sich mit meiner Methode gelblich-bräunlich tingiert, und die Protoplasmafasern, welche, wie ich schon sagte, eine karmoisinrote Färbung aufweisen. Ich kann mich den Anschauungen Weidenreichs und seinen Benennungen: Fibrillarstruktur und Interfibrillarstruktur nicht anschliessen, weil meiner Ansicht nach wir in den Protoplasmafasern nur ein differenziertes Protoplasma vor uns haben, und daher kein Grund besteht, diese Elemente von dem eigentlichen Protoplasma der Zelle durch derartige Namen zu unterscheiden.

Für alle Zellen der menschlichen Oberhaut gilt nach meinen Untersuchungen, dass die eigentliche Zelle ein scharf begrenztes

bald zylindrisches bald mehr polyedrisches Gebilde darstellt. Die Zelle bildet eine homogene Protoplasmamasse mit zentralem Kerne. Die Zellgrenze reicht jedoch nicht, wie das Unna lehrt, bis zum Ranvierschen Knötchen, sondern schneidet schon vorher, wie das auch aus meinen Abbildungen auf das deutlichste hervorgeht, die durchziehenden Protoplasmafasern. In dem Protoplasma verlaufen diese Protoplasmafasern, durch welche Verbindungen mit benachbarten Zellen gebildet werden, nach bestimmten Gesetzen geordnet. Als konstant ist es zu bezeichnen, dass die Fasern in einer mehr oder minder der Senkrechten genäherten Richtung in die betreffende Zellseite eindringen, um dann in einer noch näher zu beschreibenden, in den einzelnen Zellagen in etwas differierenden Anordnung durch das Protoplasma hindurchzuziehen.

Die Begrenzung der einzelnen Zelle ist eine ganz scharfe. Jedoch fehlt eine Membran scheinbar vollkommen: auch die peripheren Teile der Zelle weisen absolut dieselbe gleichmässige Beschaffenheit auf, wie die inneren Partien der Zelle und zeigen auch den gleichen Farbenton. Niemals habe ich konstatieren können, dass die Protoplasmafasern eine periphere Abgrenzung gegenüber dem Interzellularraume darstellen, wie das Weidenreich auf Grund seiner Färbemethoden schildert. Solche Bilder können nur dann hervorgerufen werden, wenn die Schnitte nicht die nötige Feinheit — und es sind zu diesen Untersuchungen nur Präparate zu verwenden, die unter 2 μ Schnittdicke aufweisen — besitzen. Besser als alle Beschreibungen machen das die Abbildungen klar, von denen besonders die Figuren 1, 2 und 3 diese Verhältnisse auf das prägnanteste demonstrieren.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen wende ich mich zur Beschreibung der Befunde, welche ich an der Basalzellenschicht erhoben habe. Die Zellen dieser Schicht besitzen bekanntlich eine mehr oder weniger ausgesprochene hochzylindrische Gestalt. Ihr der Oberfläche zugewandter Teil ist von einer leicht ovalen Form, da dieser Zellabschnitt den relativ grossen, ovalen Kern einschliesst. Die Betrachtung der einzelnen Zelle zeigt, dass sie mit einem gezackten oder auch grob ausgefranzten Fusse, welcher nur aus eigentlichem Protoplasma besteht, im Corium haftet. Protoplasmafasern finden sich in diesen spitzigen Zellausläufern niemals ausgeprägt, sie beginnen erst in einem höheren Zellabschnitte (Fig. 4).

Dieser Befund widerspricht vollkommen den Schilderungen Kromayers, denen sich auch Weidenreich anschliesst. Besonders die Abbildungen Kromayers zeigen ein Bild, welches dicke, leicht gewundene, gleichsam wie Wurzeln aussehende Protoplasmafasern aufweist, welche in das darunterliegende Corium einzudringen scheinen und welche als Haftfasern bezeichnet werden. Kromayer und auch Weidenreich haben nun ihre zum Studium verwandten Schnitte in einer leicht schrägen Richtung gelegt, und daraus erklären sich diese Bilder. Sie sind, wie ich das aus meinen Untersuchungen schliesse, auf der Schnittrichtung beruhende Täuschungsbilder. Denn niemals kann man bei genau senkrecht verlaufenden Schnitten diese Erscheinung konstatieren, während man bei schräger Schnittrichtung ganz die gleichen Resultate erhält wie die erwähnten Autoren. Dass es sich wirklich so verhält, davon habe ich mich auch an demselben Paraffinblocke des öfteren überzeugt und immer bei verschiedener Messereinstellung diese beiden differierenden Befunde erheben können.

Wie ich schon andeutete, treten die Protoplasmafasern der Basalzellen erst in einem gewissen Abstande von den untersten Ausläufern der Zelle auf. Sie durchziehen im allgemeinen das Protoplasma der Längsrichtung der Zelle entsprechend, sind von ziemlicher Dicke und weisen einen gewundenen korkzieherförmigen Verlauf auf. Ihre der Basis zugekehrten Enden sind äusserst fein ausgezogen, nach oben zu werden nach einer gewissen Strecke diese Elemente kräftiger, um dann als gleichmässige Fasern in einer hauptsächlich der Epidermis-Oberfläche zugewandten Richtung die Zelle zu durchwandern (Fig. 4).

In sehr deutlicher Weise kann man nun beobachten, dass die Protoplasmafasern in diesen Zellen leicht divergierend auseinandergehen und an den im Schnitt erscheinenden beiden Seitenflächen in einem leichten Bogen aus dem Zelleibe austreten. Mit von der Nachbarzelle kommenden Fasern vereinigen sie sich und zwar in der Weise, dass ein direkter Übergang stattzuhaben scheint. Es ist unmöglich irgend einen Grenzpunkt der beiden aus verschiedenen Zellen herübergreifenden Protoplasmafasern festzustellen (Fig. 4).

Bemerkenswert ist, dass an dem im Interzellularraume gelegenen Teile der Fasern, die auch als Brückenfasern bezeichnet werden, irgend eine in die Augen fallende Verdickung niemals

in der Basalzellenschicht beobachtet werden kann. Sie haben dieselbe, gleichmässige Dicke wie die innerhalb der Zellen verlaufenden.

In die oberhalb der Basalzellen gelegenen Epidermiszellen, welche im grossen ganzen in den hier inbetracht kommenden Präparaten ebenfalls eine noch als zylindrisch anzusprechende Form bewahren, gehen die Fasern der untersten Zellschicht meist in geradem oder leicht gebogenem Verlaufe über.

Aber nicht nur zu den senkrecht darüber liegenden Zellen, sondern auch zu seitlich gelagerten finden sich Faserübergänge. Immer jedoch scheint es sich hier um ganze Systeme, um bandartige Faserzüge zu handeln, welche die benachbarten Zellen verbinden.

In diesen und den nächsten Zellschichten, in denen wir schon Zellen von mehr polyedrischer Gestalt vor uns haben, machen sich an den Fasern mehrere Eigentümlichkeiten bemerkbar, welche darin bestehen, dass einmal die im Interzellularraum befindlichen Faserabschnitte eine hervortretende Verdickung aufweisen, während die intrazellulär befindlichen Teile der Fasern bedeutend feiner und zarter erscheinen. Aus den Abbildungen 2 und 3 geht diese Erscheinung deutlich hervor.

Häufig zu machen ist die Beobachtung, welche auch schon von früheren Autoren (Ranvier, Renaut, Kromayer) beschrieben ist, dass die Protoplasmafasern in fortgesetztem Verlaufe durch mehrere Zellen hindurchziehen. Und zwar gehen die Fasernzüge von den basalständigen zu den mehr der Oberfläche zu gestellten Zellen.

Die aufmerksame Betrachtung und die Kombination der im Schnittbilde erhobenen Befunde ergeben, dass die Anordnung der Protoplasmafasern bestimmten Gesetzen unterworfen zu sein scheint. Die einzelnen Faserzüge, welche verschiedene Zellen verbinden, bilden mehr oder minder regelmässige Figuren und gleichsam regelrechte Systeme. So sieht man, wie Faserzüge von den Basalzellen ausgehen und nun in einem ein längliches aufrechtes Oval darstellenden Verlaufe durch Zellen der darüber liegenden Schichten bis ungefähr zur dritten oder vierten Schicht von unten hindurchwandern. Es scheint mir, als ob diese Anordnung jedenfalls für die dickeren Schichten der Epidermis eine gesetzmässige Erscheinung darstelle. Wenn man ein solches Fasersystem zufällig zum grössten Teile im Schnitte getroffen

hat, so macht es den Eindruck als wenn an diesem Gerüste gleichsam die Zellen hängen. Wichtig scheint mir vor allem der Umstand zu sein, dass die Zellkerne der infrage kommenden Zellen immer ausserhalb dieser Faserbogen liegen und dass hiervon, soweit sich das konstatieren lässt, nie Abweichungen vorzukommen pflegen (Textfig. 2).

Je höher man nun in der Epidermis der Oberfläche zu geht, desto kleiner wird der Längsdurchmesser dieser Ovale. Sie werden schliesslich zu runden Gebilden und endlich in der Gegend des Stratum granulosum zu liegenden Ovalen. Und weiter ist sehr bemerkenswert, dass zugleich mit dem Näherrücken nach der Oberfläche zu ausserdem der Durchmesser dieser geschlossenen Faserzüge abnimmt, und dass man in den mittleren und höheren Schichten ziemlich häufig solche Systeme antrifft, welche nur die direkt benachbarten Zellen verbinden, oft nur einen Kreis darstellen, welcher drei aneinander gelegene Epidermiszellen durchläuft Auch hier konstatiert man wieder die Tatsache, dass die Kerne der zu dem betreffenden Systeme gehörenden Zellen immer ausserhalb des Faserzuges gelegen sind. Bilder von solchen Stellen geben die Abbildungen 1—3 wieder.

Eine schematische Ansicht, wie man sich vielleicht die Anordnung der Fasernsysteme in der vielschichtigen menschlichen Oberhaut vorzustellen hat, sollen die folgenden Textabbildungen darbieten. Zu betonen ist selbstverständlich, dass ein so regelmässiger Aufbau wohl selten vorhanden ist, sondern dass wohl mehr oder minder grosse Abweichungen davon vorzukommen pflegen. Und weiter wird wohl an anderen Stellen des Körpers, an denen die Epidermis eine geringere Schichtigkeit aufweist, nur eine entsprechend modifizierte Anordnung der Protoplasmafasern zu finden sein.

In je höhere Schichten der Epidermis man nun gelangt, desto flacher und länglicher werden die Fasernsysteme. Und endlich ist es überhaupt nicht mehr möglich, die einzelnen Systeme auseinanderzuhalten, da hier die Fasern so dicht aneinandergepresst werden, dass eine Auflösung der Bilder im Mikroskope nicht mehr möglich ist. Im Stratum granulosum, besonders in der obersten Schicht, sieht man eigentlich nur horizontal gerichtete, dicht zusammengepresste Fasern, welche keine besondere Anordnung zu haben scheinen.

Wie wir im Vorhergehenden einen mit der Lage der Zellen sich verändernden Verlauf der Protoplasmafasern haben konstatieren können, so treten auch inbezug auf die einzelne Faser

Schematische Darstellung der Protoplasmafasernsysteme in der menschlichen Oberhaut.

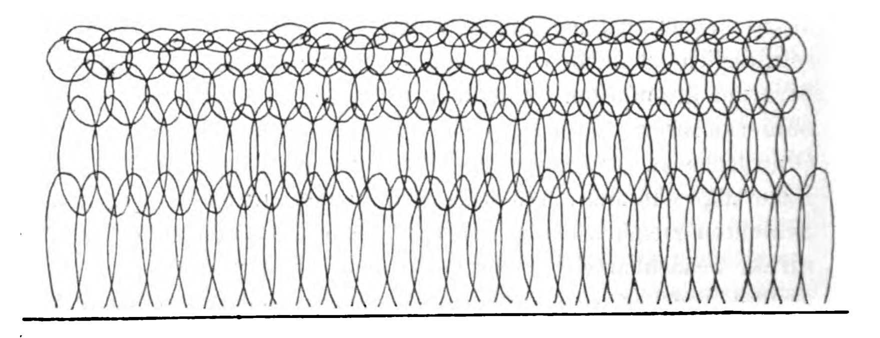


Fig. 1.

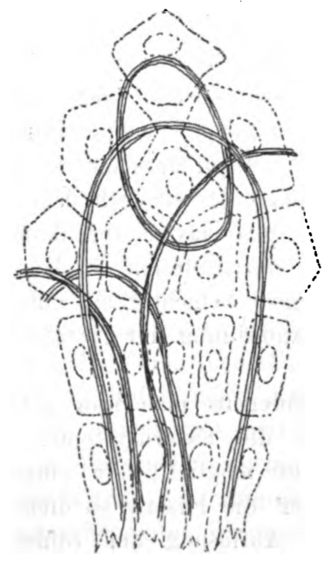


Fig. 2.

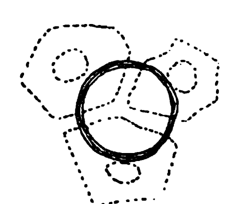


Fig. 3.

mehr oder weniger auffallende Eigentümlichkeiten auf, welche ebenfalls einer gewissen Gesetzmässigkeit unterworfen zu sein scheinen.

Ich wies schon oben darauf hin, dass in der Basalzellenschicht keine Verdickung der Brückenfasern vorhanden ist. In je höhere, der Oberfläche näher gelegene Zellschichten man kommt, desto deutlicher tritt eine besonders in der Mitte der Brückenfaser sich findende Verdickung auf. In

den unteren Lagen zeigen sich langspindlige Auftreibungen. Dann erscheinen ausgesprochen spindelförmige Verbreiterungen und in den höheren Schichten bemerkt man ausgesprochen knopfförmige Verdickungen in der Mitte des im Interzellularraum befindlichen Abschnittes der Protoplasmafasern, die Ranvierschen Knötchen.

Als konform mit diesen Bildungen kann man ferner in mehr oder minder deutlicher Weise konstatieren, dass in den höheren Schichten in zunehmendem Maße eine Verkürzung der Brückenfasern auftritt, die ganz erheblich sein kann. Man wird also dort, wo die knopfförmigen Verdickungen sich vorfinden, immer sehr kurze, im gleichfalls verschmälerten Interzellularraum befindliche Fasernabschnitte antreffen, während man in Gebieten, in denen sich spindlige oder langspindlige Verdickungen zeigen, entsprechend weite Interzellularräume und lange Brückenfasern beobachten kann.

Sowohl diese soeben beschriebenen medialen Anschwellungen der Brückenfasern, welche nach der Oberfläche zu in steigendem Maße zunehmen, wie in ganz besonderem Grade die oben geschilderten Fasernsysteme weisen mit Notwendigkeit auf die Schlussfolgerung hin, dass wir in diesen Bildungen ein der Funktion der Oberhaut angepasstes, gesetzmässiges und gleichsam architektonisch aufgebautes Gerüstwerk vor uns haben. Ein Gerüstwerk, welches seiner ganzen Anlage nach den Gesetzen der Elastizität und der Festigkeit in hohem Maße und in jeder Weise entspricht.

Schon Kromayer hat in seiner Arbeit „Die Parenchymhaut und ihre Erkrankung“ [1]) auf die funktionelle Struktur der Protoplasmafasern hingewiesen, wenn er auch die zu Systemen ausgebaute Anordnung dieser Gebilde noch nicht gekannt hat. Er hat jedoch ebendaselbst schon gezeigt, dass auch die Form der Epidermiszellen, welche von den zylindrischen Basalzellen nach oben zu in polygonale und flache Zellen übergehen, ebenfalls durch die Gesetze der Anpassung an die hier inbetracht kommende physikalische, mechanische Funktion bedingt ist.

Wir sehen also sowohl aus der Gestaltung der Zellen in den verschiedenen Lagen der Epidermis wie in ganz besonderem

[1]) Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 8. 1899.

Grade aus der zu Systemen zusammengefügten Anordnung der Protoplasmafasern in wie zweckentsprechender Weise die Oberhaut in ihrem ganzen Aufbaue nach den physikalischen Gesetzen gebildet ist. Wir sehen aus allem diesen, wie sie hierdurch in hervorragender Weise gegen auf sie wirkende Gewalten geschützt ist. Die beiden geschilderten, der Epidermis eigentümlichen Strukturelemente verleihen ihr nicht nur eine ganz besondere Festigkeit, sondern vor allem auch eine allen Anforderungen entsprechende Elastizität und bilden eine ganz vorzügliche Illustration zu dem Kapitel der Zellmechanik.

Zum Schlusse möchte ich noch in Kürze, obwohl es meinem eigentlichen Thema nicht mehr zugehört, auf die Befunde zu sprechen kommen, welche ich im Stratum granulosum erhoben habe.

In diesen Zellschichten, in welchen ja bekanntlich das Keratohyalin sich vorfindet, habe ich bei meinen Untersuchungen zwei mir besonders wichtig erscheinende Tatsachen konstatieren können.

Vor allem fällt es auf, dass im Stratum granulosum die intrazellulären Protoplasmafasern zu verschwinden scheinen. Sie lassen sich absolut nicht mehr in der gleichen Weise tingieren wie die Fasern der tieferen Schichten. Bei genauerer Betrachtung und entsprechenden Vergrösserungen sieht man jedoch, dass sie auch in den Zellen dieser Schicht überall noch wohl erhalten sind und zwischen den Keratohyalingebilden in ähnlicher Weise verlaufen, wie wir das an den anderen Epidermiszellen gesehen haben. Die Fasern zeigen jedoch jetzt nicht den karmoisinroten Farbenton, sondern weisen eine leicht gelblich-braune Färbung auf, welche nur wenig mit der des Protoplasmas kontrastiert. Die Faser an sich ist also nicht verschwunden, sie hat nur ihr mikrochemisches Verhalten vollkommen geändert. Ich kann daher in keiner Weise Kromayer[1]) zustimmen, der nach seinen Untersuchungen behauptet, dass die Protoplasmafasern im Stratum granulosum entsprechend den allgemeinen Gesetzen der funktionellen Anpassung verschwinden. Meine Befunde stimmen vielmehr vollkommen überein mit denen Rabls[2]), welcher ebenfalls wie auch

[1]) E. Kromayer. Zur Epithelfaserfrage. Monatsh. f. prakt. Dermatologie, Bd. 24.

[2]) H. Rabl. Bleiben die Protoplasmafasern in der Körnerschicht der Oberhaut erhalten? Arch. f. Dermat. und Syph., Bd. 41.



Weidenreich im Stratum granulosum das Vorkommen der Fasern nachweisen konnte.

Die vollkommene Änderung in ihrem mikrochemischen Verhalten. die Hand in Hand geht mit dem Auftreten des Keratohyalins. scheint mir nun ein bedeutsames Moment in der Frage nach der Herkunft des Keratohyalins zu bilden.

Nach Kromayer soll diese Substanz ein Zerfallsprodukt der Protoplasmafasern sein, Weidenreich nimmt an, dass es sich um ein Produkt der Interfibrillarsubstanz, des Protoplasmas handele. Die letztere Ansicht erklärt jedoch auf keinen Fall, worauf das färberische Verhalten des Keratohyalins, welches mit dem der Fasern die grösste Ähnlichkeit hat, beruht.

Wenn man nun sieht, wie mit dem Auftreten der Keratohyalinschollen konform eine Änderung in dem mikrochemischen Verhalten der Protoplasmafasern einhergeht, so liegt der Schluss nahe. dass das Keratohyalin sowohl aus Bestandteilen des Protoplasmas, wie aus chemischen Substanzen, welche von den Protoplasmafasern stammen, herzuleiten ist, sich aus diesen beiden Komponenten bildet.

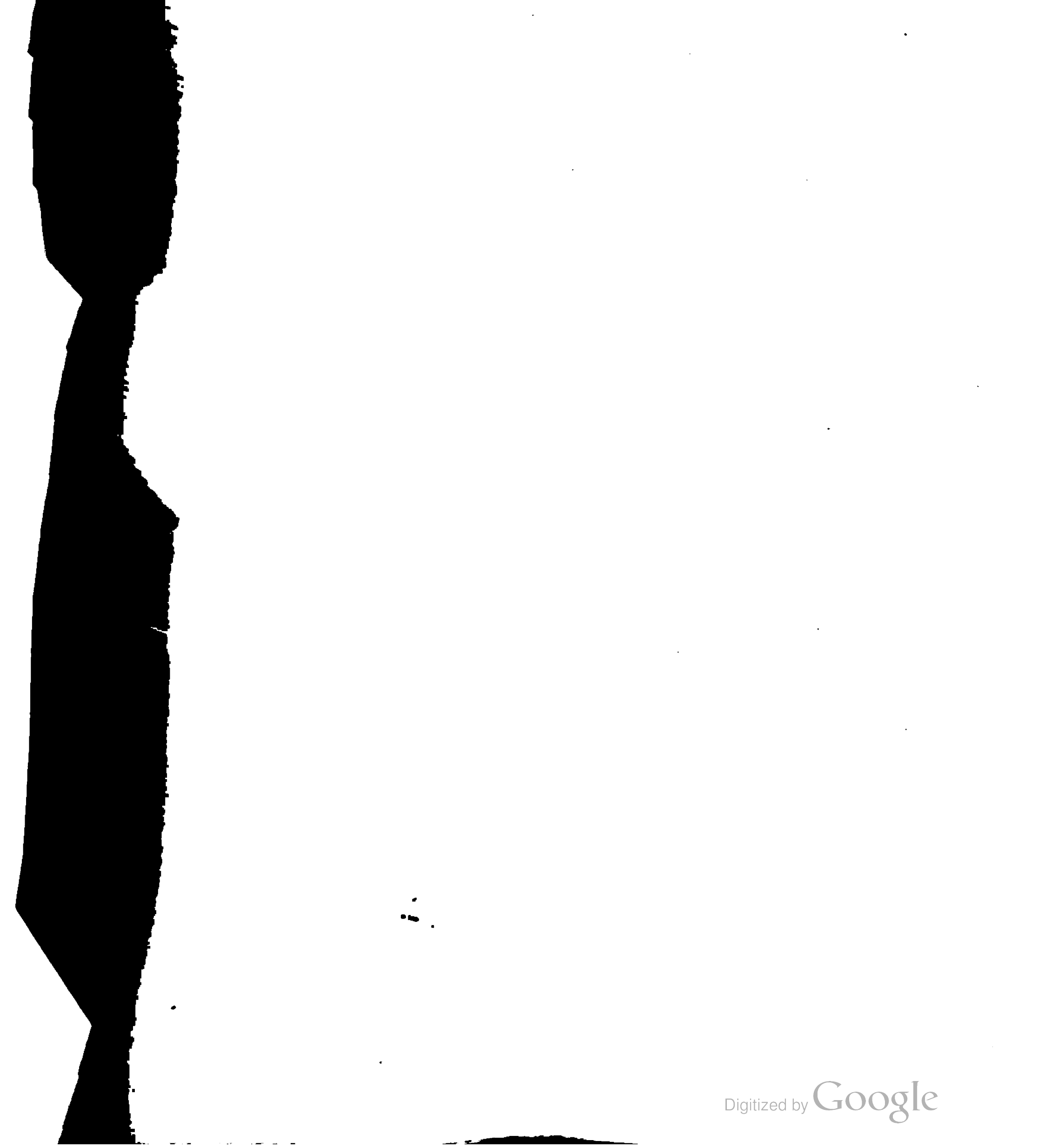
Ganz besonders interessant scheint mir weiter der von mir erhobene Befund zu sein — er ist nur an sehr dünnen Schnitten zu machen — dass das Keratohyalin sich sehr oft deutlich in rein rhombischen, kristallähnlichen Formen in der Nähe des Kernes abscheidet. Ob es sich hier um wirkliche Kristalle handelt, dafür habe ich bisher noch keinen positiven Beweis erbringen können, wenn meiner Ansicht nach auch dieser Meinung durchaus nichts entgegen steht (Abb. 5).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIX.

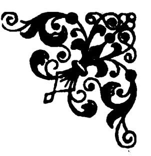
Fig. 1—3. Zellen mit Protoplasmafasern aus verschiedenen Schichten des Stratum spinosum.

Fig. 4. Zellen der Basalschicht mit ausgefranztem Fussende und beginnenden Protoplasmafasern.

Fig. 5. Zelle aus dem Stratum granulosum. Rhombische Formen des Keratohyalins. Die in ihrem mikrochemischen Verhalten veränderten, in gleichem Farbentone wie das Protoplasma erscheinenden Protoplasmafasern sind in den mittleren Teilen der Zelle nicht eingezeichnet.



Aug. Weisbrod, Frankfurt a. M.

Archiv für Mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin

v. la Valette St. George in Bonn

W. Waldeyer in Berlin

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie

Siebenundsechszigster Band

Drittes Heft

Mit 10 Tafeln und 51 Textfiguren



Bonn
Verlag von Friedrich Cohen
1905



Ausgegeben am 5. Februar 1906.

Inhalt.

Aus dem Laboratorium für allgemeine Pathologie des kaiserlichen Institutes für Experimentelle Medizin.

Über die Entwicklung des peripheren Nervensystems bei Säugetieren (weissen Mäusen).

Von

E. S. London und **D. J. Pesker.**

Hierzu Tafel XX, XXI und XXII.

Ungeachtet der Arbeiten zahlreicher Forscher und täglich weiterer Einzelheiten vom feineren Baue des Nervensystems, sind wir doch von einem vollkommenen Verständnis seines elementaren Bauplanes, insbesondere bei den höheren Tieren, weit entfernt. Es schien uns, dass wir durch die Untersuchung von Embryonen mittelst der neuen Gold-Silbermethode weitere Aufschlüsse würden gewinnen können, und dass dazu, um Übersichtsbilder zu bekommen, die Embryonen kleiner Säugetiere besonders geeignet sein würden. Die Ergebnisse unserer Arbeit legen wir im Nachstehenden vor.

I. Untersuchungsmaterial und Methodik.

Als Untersuchungsobjekte dienten uns ausschliesslich weisse Mäuse und zwar Embryonen von verschiedenem Alter, sowie ganz junge Tiere. Die Embryonen wurden direkt aus der Gebärmutter durch Chloroform getöteter trächtiger Mäuse entnommen, gewogen gemessen, und dann in ammoniakhaltigen Alkohol gebracht. Die jungen Mäuschen wurden entweder durch Ertränken im ammoniakhaltigen Alkohol oder durch Einspritzen des letzteren in die Unterhaut, in Körperhöhlen oder in einzelne Organe getötet. Nach 24 stündigem Verweilen der Tiere im genannten Alkohol wurden sie meist durch Längsschnitt oder ein bis zwei Querschnitte in Teile zerlegt. Die weitere Behandlung geschah in der Weise, wie es von einem von uns bereits früher beschrieben worden ist.

II. Resultate der Untersuchungen.

Es war uns natürlich unmöglich die Entwicklungsstadien der Nervenenden Schritt für Schritt zu verfolgen. Wir gründen also unsere Schlüsse auf Zusammenstellungen, welche sich bei der Betrachtung von entsprechenden Bildern aus verschiedenen embryonalen Altersstufen von selbst aufdrängen.

A. Nervenenden in der Muskulatur.

a. Gestreifte Muskeln.

Krause beschrieb die ersten Anlagen der motorischen Endplatten in dem Augenmuskel von Kaninchen-Embryonen als eine besonders dichte Anhäufung von Kernen ungefähr in der Mitte der Länge einer Muskelspindel, an welche Nervenfasern herantreten.

Desgleichen beobachtete Calberla bei seinem Studium über die Muskel- und Nerven-Entwicklung bei Amphibien und Reptilien, dass in der Peripherie des Muskelbündels Kernmassen sich befinden, welche mit feinen Nervenfasern in Verbindung stehen.

Lawdowski konstatierte bei Eidechsen und Schlangen folgende Entwicklungsstadien der Endgebilde in Muskelspindeln: anfangs einfache Endfäden, dann gabelförmige Teilung, weiter sekundäre Äste und schliesslich „Arborisations terminales".

Mitrophanow fand bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der motorischen Nervenendigungen am M. submaxillaris von Tritonen- und Axolotllarven, dass das Nervenende sich zunächst gabelig verzweigt, dann verbreitert, höckerige Verdickungen zeigt, zahlreiche Seitenäste entwickelt, welche der Muskelsubstanz direkt anliegen, und damit das schliessliche Bild der Nervenendigungen bietet, wie es bei erwachsenen Tritonen sich darstellt.

Nach Kühne wird die motorische Nervenendigung bei Schafs- und Kalbsfoeten als embryonal gekennzeichnet durch das Fehlen eines eigentlichen Geweihes, an dessen Stelle sich nur ein Haufe von Körnchen findet, der einen bis höchstens drei fast kugelige Kerne umgreift; als Anlage des Geweihes sind die Nervenflecke aufzufassen. Die diffusen, mit dem Kern das Nervenknöpfchen bildenden Massen gestalten sich nämlich weiter teils zu distinkten, den Kern in Ring- oder Hakenform umfassenden Wällen, welche wieder mit kurzen Buckeln und Ästen besetzt

sein können, teils zu krummen fingerförmigen Auflagerungen des Kernes. Wo mehrere Kerne vorhanden sind, da fehlt es dann auch an den ersteren, freilich noch sehr kleinen, aber schon sehr komplizierten Geweihformen nicht. Nach diesem Stadium werden die Kerne zahlreicher, und beginnt das ganze Gebilde aus der Muskelfaser emporzuwachsen, d. h. es entsteht der Nervenhügel.

Nach Trinchese soll die erste Anlage des Nervenendes ein oberflächlich gelegener dicker Kern sein, den man sofort als Grundkern erkennen könne, weil er farblos sei und stark lichtbrechende Granulationen enthalte. Trinchese betrachtet diese Anlage als eine Zelle, die endomuskulär sich entwickelt.

Nach der Anschauung von Mays ist der Grundkern ein Geästkern, der später schwindet. Trincheses Theorie der Neurokokken-Entwicklung stehen die Erfahrungen von R. Mays gegenüber, wonach die Endplatte schon recht früh als ein sehr breit angelegtes Organ erscheint. Die Neurokokken können nach der Meinung von K. Mays Zerfallsprodukte sein.

So weit die vereinzelten, lückenhaften und gewissermaßen kontroversen Literaturangaben. Gehen wir nunmehr zu unseren Untersuchungsresultaten über.

Betrachtet man embryonale Nerven, so stösst man nicht selten auf Bilder, wie sie die Fig. 1 vorführt, d. h. unter den Fibrillen enden einige mit kolbenartiger Verdickung. Die Fig. 2 stellt einen Nerv dar, von dem zwei Fibrillen — eine mit kolbenartiger Verdickung — quer abgehen, um sich einem Muskelbündel im Kerngebiete anzulagern. Die Fig. 3 zeigt einen Nervenast, von welchem drei Fibrillen je mit einer blattartigen Verdickung Muskelbündeln flach anliegen. Die Fig. 4 und 5 machen den Eindruck, als wären die Endverdickungen knospenartig aufgebrochen. Die Fig. 6 reproduziert eine Nervenfaser mit einer Verdickung, von welcher drei Fasern entspringen — eine mittlere und zwei seitliche (Endästchen); die mittlere begibt sich zu einer Nachbarspindel, wo sie sich verdickend, zwei Endästchen absendet. Es entstehen also zwei Endigungen von einer Faser abgehend. Entsprossen den Seitenzweigen abermals Seitenästchen mit knopfartigen Verdickungen, so bekommt man Bilder, welche in den Fig. 7 und 8a wiedergegeben sind. Wenn weiter an den Endfasern verschiedenartige Verdickungen und Verzweigungen auswachsen und gleichzeitig in der entsprechenden

Muskelspindel Kernvermehrungen vorkommen, so entstehen Bilder, die der Fig. 9 oder 10 entsprechen.

In der oben geschilderten Aufeinanderfolge stellen wir uns auf Grund unserer Untersuchungen die Entwicklungsstadien der Nervenendigungen (Hügel, Dolden, Netze und Büschel) bei Säugetierembryonen vor.

Die motorischen Nervenendigungen, welche sich nach der Geburt des Tieres entwickeln, weichen im allgemeinen nur unbedeutend (z. B. Fig. 11) von diesem Schema ab.

Ruffini, Huber und Dogiel haben in Muskeln spiralartige Endigungen beschrieben, welche sie als sensible anzunehmen geneigt sind. Die Entwicklung dieser Endigungen kommt aller Wahrscheinlichkeit nach in der Weise zustande, dass das Endfädchen sich mehrfach verzweigt (Fig. 12), und die Zweiglein in ihrem Wachsen die sich gleichzeitig vergrössernde Muskelzelle spiralenartig umschlingen (Fig. 13).

Dogiel, Smirnow und Andere haben nervöse Endigungen in dem intramuskulären Bindegewebe beschrieben.

Wie aus den Fig. 14 und 15 ersichtlich ist, entstehen diese sensiblen Endkörper auf dem Wege, dass die Fibrillen eine intramuskulär liegende Zellengruppe durchwachsen, sich verzweigen, Seitenästchen abgeben, die sich wahrscheinlich nachher durch Anastomosen vereinigen, und auf diese Weise ein Fibrillenknäuel bilden.

So kommen die verschiedenen Beziehungen zwischen Nerven und gestreiftem Muskelgewebe zustande.

b. Glatte Muskulatur.

Die Forscher, welche die Verhältnisse der Nervenenden zu den glatten Muskeln untersucht haben, stimmen in ihren Angaben nicht überein. Die meisten wie Arnold, Löwit, Ranvier und A. haben konstatiert, dass die Endfasern der Nerven durch Anastomosen ein wirkliches Netz bilden. Kölliker dagegen sprach die Ansicht aus, dass die Nerven in der glatten Muskulatur mit freien Enden abschlössen. Arnold, Lustig, Obregia und A. haben sogar einen intimen Zusammenhang zwischen den Nervenfäden und Muskelzellen zu finden gemeint. Erik Müller kam zum Schlusse, dass die feinen Nervenzweige sich miteinander verflechten, ohne wirkliche Anastomosen einzugehen, dass ferner

aus dem Netzwerk feinere Nervenfäden hervorgehen. welche sich verzweigen, und dass diese letzten Zweige als feine Fäden endigen, welche mit keulen- oder birnförmigen Anschwellungen sich auf die Muskelzellen legen.

Unsere embryologischen Untersuchungen machen uns geneigt, Erik Müllers Auffassung anzuerkennen.

Die Entwicklung der bezüglichen Verhältnisse stellen wir uns so vor: von den örtlichen Nerven mit ihren Ganglienzellen (Fig. 16) gehen Fasern ab, welche zwischen die Muskelzellen eindringen und zum Endothel resp. Epithel verschiedene Richtungen nehmend, sich mehrfach kreuzen, durchflechten, ohne zu anastomosieren (Fig. 17). Hie und da gehen Fibrillen ab, um sich mit knopfartigen Verdickungen an die Muskelzellen (Fig. 18) anzulagern. Ob aber diese knopfartigen Verdickungen als solche persistieren, können nur weitere Untersuchungen an ganz ausgewachsenen, reifen Tieren entscheiden.

Der Hauptunterschied in der Entwicklung der Beziehungen der Nervenenden zu den gestreiften Muskeln einerseits und zu den glatten Muskeln anderseits besteht darin, dass diese Entwicklung im ersten Falle komplizierter und differenzierter erscheint, im anderen Falle einfacher, einheitlicher und summarischer.

c. Die Herzmuskulatur.

1. Die Natur der Herzganglien.

Nach den Untersuchungen von S. Schwarz liegen bei Ratten die Ganglienzellen in einem beschränkten Gebiet der hintern Wand des Vorhofes zwischen dem Myocard und Endocard, mehr links von der Scheidewand. Es gibt vier bis fünf grosse Zellengruppen, deren unterste im Sulcus transversus sich befindet.

Was die Natur der Herzganglien anbetrifft, so herrschen hierüber in der Literatur noch Meinungsverschiedenheiten. Vignal, Jacques sind der Meinung, dass die Zellen der Herzganglien gemischter Natur seien — sympathischer und cerebro-spinaler Andere, wie Aronson, His jun., Arnstein, Smirnow halten sie für sympathische; noch andere, wie Berkley, Schmidt, haben im Myocard der Vorhöfe und Ventrikel eigenartige Nervenzellen gesehen, die dem Auerbachschen Plexus gleichen. Hinsichtlich derjenigen Nervenfäden, die in den Ganglien endigen und derjenigen, die daraus hervorgehen, sind nach den Angaben

einiger Autoren die ersteren cerebrospinaler, die letzteren sympathischer Natur.

Unsere embryologischen Untersuchungen veranlassen uns, uns an diejenigen Autoren anzuschliessen, welche die Herzganglien als rein sympathische ansehen, weil sie die Entwicklungsweise der sympathischen Ganglien (siehe unten) genau wiederholen.

2. Der feinere Bau der Ganglienzellen des Herzens.

Über den feineren Bau der Herzganglienzellen besitzen wir eine ausführliche Untersuchung von A. S. Dogiel. Dieser Autor unterscheidet hier drei Arten von Ganglienzellen: 1. kleine uni- oder multipolare Zellen mit dicken kurzen Dendriten, welche bald in Ästchen zerfallen, die, miteinander anastomosierend, ein Netz bilden, und mit einem Neuriten, welcher in den Herzmuskeln endet; 2. Zellen mit sehr langen Dendriten, welche, eine geringe Anzahl von Ästchen abgebend. immer aus dem Gebiet des Ganglions heraustreten; der Neurit dieser Zellenart unterscheidet sich wenig von den Dendriten; 3. Zellen, deren Dendriten die Grenze des Ganglions nicht überschreiten in demselben die „nids cellulaires“ von Ramòn y Cajal bilden, aber ihrem Aussehen nach den Zellen des zweiten Typus ähneln. Wo die Neuriten der beiden letzteren Zellenarten endigen — lässt Dogiel unentschieden.

Die Durchmusterung unserer eigenen Präparate erlaubt den Entwicklungsgang der Herzganglien folgenderweise zu schildern. Nachdem das Ganglion von den Fasern der Herznerven durchwachsen worden ist (Fig. 20 b), fangen die runden embryonalen Zellen an, einen konusartigen Fortsatz abzusenden, während sich im Zellkörper ein fibrilläres Netz ausbildet. In diesem Stadium sieht die Ganglienzelle zuerst wie ein Fingerhut aus, und dann wird sie birnenförmig mit einem chromatinarmen Kern, was nur für die Zellen der sympathischen Ganglien charakteristisch zu sein scheint. Charakteristisch ist auch, dass die Fortsätze der benachbarten Zellen in einer Richtung wachsen, so dass die aus ihnen auswachsenden Fibrillen sich in Bündel zusammenschlagen (Fig. 19 a und 20 a). Die Anlage der Fortsätze des Fibrillenwerkes beginnt nicht gleichzeitig in allen Zellen; am frühesten geschieht dies in der Peripherie des Ganglions (Fig. 20 b).

Es ist von vornherein anzunehmen, dass die drei von A. S. Dogiel festgestellten Zelltypen verschiedene Entwicklungsgeschichten haben, und es ist eine schwere Aufgabe weiterer Untersuchungen den Gang derselben genau zu erforschen — eine um so schwerere Aufgabe, als sie an Schnittpräparaten durchgeführt werden muss.

4. Die Beziehungen der Nervenenden zum Herzmuskel.

Zwischen den Forschern auf diesem Gebiete herrschen ebenfalls Meinungsverschiedenheiten.

Kölliker war der erste, der schon im Jahre 1862 sich über die freie Endigung der Nerven auf den Muskelfasern im Herzen aussprach. Openchowski bezeichnet diese Endigungen als knötchenförmige und Berkley als knopf-, feder- und büschelartige, P. Jacques als kleine Erweiterungen und gabelförmige Endigungen, welche dem frühen Entwicklungsstadium der Endigungen auf gestreiften Muskeln des Körpers entsprechen, Heymans und Demoor als Anschwellungen, V. Schmidt, gleich wie P. Jacques und endlich A. E. Smirnoff als Apparate, welche sowohl von den Nervenendigungen auf den quergestreiften Muskelfasern, als auch von anderen Nervenendigungen zu trennen sind. Dagegen verneinen Ramón y Cajal und Retzius das Vorhandensein von motorischen Endplatten, indem der erstere ebenso wie Arnstein annimmt, dass die varikösen Fäden sich an die Muskelzellen, ohne eine Endanschwellung zu bilden, ansetzen, und der letztere, dass die Fasern mit knotig-varikösen feinen Nervenzweigen endigen. Ferner behaupten Leo Gerlach und Ranvier, dass die Nervenfasern in das innere der Muskelzellen eindringen, Paul Langerhans, dass sie die Muskelbündel umflechten, und E. Fischer, dass sie intramuskuläre Nervennetze bilden analog denen der glatten Muskulatur.

Unseren Beobachtungen nach entwickeln sich die Beziehungen zwischen dem Nerven- und Muskelgewebe im Herzen der Säugetiere in folgender Weise. Die Nervenfasern, nachdem sie das Gangliengebiet verlassen haben, sammeln sich entweder in Bündel (Fig. 20e), oder bahnen sich den Weg zwischen die Muskelzellen, um auf einer von den Zellen mit einer Verdickung zu endigen (Fig. 19b). Die Bündelfasern, das Bündel an verschiedenen Stellen verlassend und sich verschiedenartig schlängelnd, bahnen

sich ebenfalls den Weg zwischen den Muskelzellen, um ein peri- und intermuskuläres Geflecht zu bilden, von welchem einzelne variköse Fibrillen ausgehen und sich auf die Muskelzellen mit verdickten Enden aufsetzen (Fig. 21). Nun nehmen die Verdickungen eine birnenförmige (Fig. 20d und 22) und darnach eine schuhförmige Gestalt (Fig. 23) an. Dann folgt eine dichotomische Verzweigung der Endfibrille, wodurch die in Fig. 24 dargestellte Form zustande kommt. Durch weitere Entwicklungsumgestaltungen entstehen die in Fig. 25, sowie in den Zeichnungen von A. S. Smirnoff bei erwachsenen Individuen wiedergegebenen Formen.

Zieht man nunmehr inbetracht, dass das Nervengeflecht besonders im Vorhof des Herzens (Fig. 20) an das Nervengeflecht in den glatten Muskeln (z. B. Fig. 17) erinnert und die Entwicklungsformen der Endigungen im Herzen an diejenigen in der gestreiften Muskulatur (vergl. Fig. 21—3, 22—4, 23—6), so drängt sich der Schluss auf, dass die Beziehungen zwischen dem Nerven- und dem Muskelgewebe im Herzen eine Mittelstelle einnehmen im Vergleich zu den entsprechenden Beziehungen in der glatten und in der gestreiften Muskulatur.

Hierin scheint uns der Schlüssel zu liegen zur Versöhnung der Widersprüche der einzelnen Autoren.

B. Sinneszellen.

Als bestes Objekt zum Studium der embryologischen Entwicklung der Sinneszellen hat sich das innere Ohr erwiesen.

Stellt man die Bilder, die man bei Embryonen von verschiedenem Alter in der tympanalen Wand des canalis cochlearis antrifft, nebeneinander, so erhält man den Eindruck, die Entwicklung der die Membran bedeckenden Zellen gehe folgenderweise vor sich. Die äusseren und inneren Haarzellen erscheinen als nach unten zugespitzte Zellen mit sich bei unserer Methode dunkelschwarz färbendem, feinkörnigem Protoplasma, in welches hier und da gröbere sich noch dunkler färbende Körnchen eingesprengt sind (Fig. 26 und 27). Allmählich wachsen aus den Zellen des Ganglions spirale Fibrillen hervor, in die lamina spiralis hinein und streben durch die foramina nervina der sich verlängernden Spitze der erwähnten Zellen entgegen, um mit ihr — wie es anzunehmen ist — in Vereinigung zu treten. Hiermit

ist offenbar der Anstoss gegeben zur Bildung eines fibrillären Netzes (Fig. 28) aus der körnigen Substanz des Protoplasmas der Sinneszellen.

Einen analogen Gang scheint die Endigung des n. vestibuli durchzumachen.

Die Enden der Deitersschen Zellen (Fig. 29) und die Pfeilerzellen (Fig. 30 und 31) bieten im embryonalen Zustande deutliche fibrilläre Zeichnungen dar.

C. Epithel.

Es wird angenommen, dass die peripheren Endästchen der sensiblen Nerven entweder frei liegen, oder sich in speziellen Körperchen verlieren. Die freien knopfartigen Nervenendigungen findet man hauptsächlich im mehrschichtigen Epithel. So hat A. S. Dogiel in der Haut der äusseren Genitalorgane des Menschen amyeline Fasern gesehen, welche fast vertikal ins Epithel eintreten, sich zwischen den Zellen schlängeln, wobei sie hier und da Ästchen abgeben, welche entweder mit feinmaschigem Netze oder mit knopfartigen Verdickungen abschliessen. H. Aronson und G. Retzius meinten sogar, dass die Nervenfasern auch in den Genitalkörperchen frei endigen. Freie intraepitheliale Endigungen beobachteten auch in der Haut des Schweines W. Zzymonowicz, in der Schnauze des Hundes Eugen Botezat, im Gaumen und in der Zunge des Frosches Albrecht Bethe. Retzius sah bei Kaninchen in der Harnblase Fäden, welche in das Epithel eingetreten sich hier tangential verzweigen, die Oberfläche erreichen und dann in die Tiefe zurückkehren, wo sie frei endigen. N. Grünstein hat bei Katzen im Epithel der Harnblase pericelluläre Endigungen gesehen in der Art, wie sie Timofeieff in den Geschlechtsorganen, Ploschko im Larynx und in der Trachea gefunden haben.

Unter den epithelialen Organen war es die Haut mit ihren Annexen, welche uns bei unseren Tieren die instruktivsten Bilder lieferte, unter anderem besonders über die Innervation der Haare, sodass wir glauben, hier auf die Literatur auch dieser Frage eingehen zu müssen.

In dem bindegewebigen Haarbalge haben mehrere Autoren (Schöbel, Leydig, Boll, Dietl, Jobert, Bonnet, Merkel, Ostroumow, Szymonowicz) ein Ringnetz beschrieben, welches

die Haarwurzel vom Ringsinus mit dem schildförmigen Körper bis zum Halse umgeben. Nach Botezat ist dieser Nervenring ein Nervengeflecht. Ausserdem haben Odenius, Ranvier, Ostroumow eine Art von Pfahlzaun aus Nervenfäden im Halsgebiete des Balges beschrieben. Endlich wurden von verschiedenen Autoren baumartige Endigungen an verschiedenen Stellen des Balges und der Balken des cavernösen Gewebes beobachtet. In der äusseren Haarscheide gibt es nach Leydig, Sertoli, Bizzozero, Dietl, Bonnet und Merkel Endkölbchen, Terminalkörper oder Tastzellen. Übrigens hält Botezat die Tastmenisken nicht für Endbildungen (entgegen der Meinung von Ranvier, Richardi, Szymanowicz, Ostroumow), sondern für Elemente, denen die auf der Innenseite der Glashaut gelegene Endfäserchen entspringen. P. Ksjunin ist der einzige, der angibt, dass einige Fasern die Glashaut durchdringen, um zwischen den Zellen der äusseren Wurzelscheide frei zu endigen.

Das Studium unserer Präparate führt uns zur Überzeugung, dass erstens die Enden der Hautnerven bloss in der späteren intrauterinen Periode und in der nächsten Zeit nach der Geburt sich entwickeln, und dass zweitens die Haut vermittelst nervöser Fäden mit ihren Adnexen eng verbunden und vereinigt wird.

Der Entwicklungsgang stellt sich uns in folgender Weise dar. Gewisse Stämmchen, im Corium verlaufend, senden in die Epidermis Ästchen ab, welche sich zwischen den Zellen schlängeln und sich in den Berührungspunkten der letzteren teilen, wobei einige Fasern die Zellen der unteren Schicht umkreisen, um in das Corium zurückzukehren (Fig. 34). Einige Fasern überschreiten das Stratum lucidum und erreichen das Stratum corneum, wo sie allmählich verschwinden (Fig. 35), weil sie hier durch das Hornigwerden der Zellen zu Grunde gehen. Wir begegneten zwar Fasern mit knopfartigen Verdickungen, welche frei zu endigen schienen, wir konnten uns aber dabei nicht die Überzeugung verschaffen, dass es sich wirklich um konstante freie Endigungen und nicht etwa um Folgen unvollkommener Tinktion handle, umsomehr als in denselben Präparaten die Verzweigungsstellen verdickt aussahen, wie es in Fig. 32 wiedergegeben ist. In der Epidermis treten auch Fasern auf, welche an der Bildung der Innervation der Haare Anteil nehmen und besonders solche, welche der äusseren Haarscheide angehören. Endlich ist es nicht

schwer, sich zu überzeugen, dass das Nervenwerk, welches sich als Tastkörperchen entwickelt, Ästchen zum intracellulären Epidermisnetze absendet (Fig. 32). Diese Tatsachen drängen den Gedanken auf, dass im intraepithelialen Netze der Epidermis die Nervenwerke der verschiedenen sich im Corium bildenden Adnexe unter eineinder in Verbindung treten.

Was die Netzwerke dieser Adnexe selbst anbetrifft, so scheinen sie uns in folgender Weise zustande zu kommen. In die Tasthaare, welche sich zu solchem Studium ganz gut eignen, dringen die Nervenästchen in zwei verschiedenen Richtungen ein: horizontal in den bindegewebigen Balg (Fig. 36 und 37) und vertikal unter die Glashaut (Fig. 36a). Im ersteren bilden die sich verästelnden Nervenfäden ein in sich geschlossenes Geflecht, welches eine Anzahl benachbarter Tasthaare umspinnend vereinigt (Fig. 36). Zwischen der Glashaut und der äusseren Scheide bilden die Fasern, indem sie sich verschiedenartig verzweigen und verflechten, eine Art von Staketenzaun, wobei sich im Verlauf der Fasern blattartige Verdickungen fibrillärer Struktur formieren (Fig 38a). Das sind die sogenannten Tastmenisken, welche Ranvier, Richardi, Szymonowicz, Ostroumow und andere als eigentliche Nervenenden anerkennen, Botezat aber als Gebilde, aus denen der Glashaut anliegende terminale Fäserchen ausgehen. Ksjunin scheint uns mit Recht vorauszusetzen, dass diese Fäserchen keine terminalen sind, sondern Anastomosen zwischen einzelnen Menisken darstellen. Längs der Haarwurzel wachsen einige Fasern in längliche Keulen ebenfalls fibrillärer Struktur aus (Fig. 38b).

Analoge Verhältnisse bestehen in dem Epithel der Zunge. Von den Adnexen sollen hier hauptsächlich die Papillen in Betracht kommen, deren Entwicklung unseres Wissens noch nicht eingehend studiert worden ist.

Unsere Beobachtungen belehren uns über die Entstehung der Papillen, wenigstens insofern sie die papillae fungiformes betreffen. Unter dem Einflusse der zum Epithel strebenden Nervenästchen bildet sich an der betreffenden Stelle des Epithels eine Prominenz, welche sich in der Richtung des zum Epithel emporrückenden Ästchens vorstülpt (Fig. 40). Man könnte annehmen, dass die Vorstülpung noch dadurch gefördert wird, dass die basalen Zellen im Centrum der Prominenz teilweise zur Atrophie

gelangen (Fig. 39), worauf wir übrigens nicht bestehen wollen. Dann folgt das Eindringen der Fasern zwischen die Zellen der Epithelschicht, wo sie zwischen den Zellen sich schlängeln, dieselben umkreisen und in das subepitheliale Gewebe zurückkehren. Es bilden sich auf diese Weise im Epithel Neurofibrillenbogen. Freie Endigungen haben wir weder in den erwähnten noch in den übrigen Papillenarten (Fig. 42 und 43) zur Anschauung bringen können.

III. Schlussbemerkungen.

Man sieht also, dass die neue Gold-Silber-Methode oder — wie man sie am besten bezeichnen könnte — die bimetallische Methode zum Studium nicht bloss des zentralen, sondern auch des peripheren Nervensystems und insbesondere bei Embryonen und jungen Tieren sich sehr gut eignet. Was uns die weiteren embryologischen Studien bringen werden, ist natürlich schwer vorauszusagen, aber aus den bisherigen Beobachtungen halten wir uns für berechtigt, das periphere System als fibrilläres Werk mit den cerebrospinalen und sympathischen Ganglienzellen in direktem Zusammenhange stehend anzusehen. Von Myo- oder Neurokokken im Sinne Trincheses kann keine Rede sein. Die erste Anlage des peripheren Systems fällt mit der ersten Anlage des ganzen Nervensystems zusammen, welche unseren Beobachtungen nach als ein besonderes Neuroplasma der cerebrospinalen und sympathischen Ganglienzellen erscheint. Dieses Neuroplasma differenziert sich in ziemlich frühen embryonalen Stadien zu einer Art fibrillären Filzes, wobei einige Fibrillen das Zellenterritorium überschreiten, um sich zu den peripheren Organen und Geweben zu begeben. Es bilden sich Nervenstämme mit Seitenstämmchen, von denen hier und da, wie es z. B. auf den Fig. 2 und 3 wiedergegeben ist, einzelne Fibrillen abgelenkt werden. Wodurch das Wachstum und die Translokationen zustande kommen, kann auf rein mikroskopischem Wege kaum zur Entscheidung gebracht werden. Es scheint aber nicht grundlos anzunehmen, dass hier der Endverdickung (Fig. 1, 14) eine wichtige Rolle zukommt; es liegt der Gedanke nahe, diese Endverdickung diene der Fibrille zur Orientierung (Fig. 2 und 3) und zur Fortbildung (Fig. 4, 5, 6). Es ist sehr wahrscheinlich, dass hier bei den verschiedenen Ent-

wicklungsprozessen rein mechanische Faktoren ins Spiel kommen; andererseits ist es aber unzweifelhaft, dass diese letzteren durch eine übermechanische, rein biologische Kraft geleitet werden müssen, angesichts der planmässigen Ordnung, mit welcher die Fibrillen ihren Bestimmungsort auffinden, sich bogenartig verbiegen (Fig. 34, 43 und 44) usw.

Nachdem die Fibrillen ihr Bestimmungsobjekt erreicht haben, entstehen durch verschiedenartige Verzweigungen, Anastomosierungen und Verdickungen entweder gesonderte Netze (Fig. 86, 10, 15, 28, 30, 31, 34, 37, 39) und Geflechte (Fig. 13, 17, 36) oder komplizierte Netzverbände (Fig. 18 und 20). Die Frage, ob es im ausgewachsenen Organismus wirkliche freie Endfibrillen gibt, oder ob dieselben bloss als täuschende Folge der angewandten unvollkommenen Färbemethoden gelten müssen, bedarf noch der Lösung durch Untersuchungen.

An unseren Beobachtungsobjekten haben wir uns von der Existenz konstanter, freier, endo- oder extracellulär liegender Fibrillen nicht in einwandfreier Weise überzeugen können. Diejenigen, die wir gesehen haben (z. B. Fig. 2, 3, 4, 5, 6, 14, 19, 20, 21, 23 und andere), sind zweifellos embryologische Übergangsformen; möglicherweise sind auch die in erwachsenen Organismen anzutreffenden freien Fibrillen nur temporäre Bildungen.

Einerseits werden die Sinnesepithelzellen als fortsatzlose, kurze Nervenzellen angesehen (v. Lenhossék), — sozusagen — als fortsatzlose Neuronen. Tatsächlich [wie es an unseren Abbildungen in diesem (Fig. 28) und im vorigen (Fig. 12) Artikel deutlich zu sehen ist] ähneln die Haarzellen in den Maculae und cristae acusticae und in der Schnecke vom Gesichtspunkte ihrer netzfibrillären Struktur ganz und gar den Ganglienzellen. Andererseits aber überzeugten wir uns an unseren Präparaten, dass die Haarzellen mit den Endfasern der Gehörnerven organisch verbunden sind (Fig. 28). Diese Tatsache stellt ein neues Argument der Neuronenlehre entgegen und senkt somit die Wagschale noch tiefer nach der Seite der Fibrillentheorie.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XX—XXII.

Die Zeichnungen sind bei Vergrösserung 1050 und einige (Fig. 3, 4, 5, 6, 7, 19, 26, 27, 28, 29, 30, 31) bei 1500 ausgeführt worden.

Fig. 1—10, 12—13. Nervenendigungen in Muskelspindeln. Mäuseembryonen von 1,2—1,6 cm Länge.

Fig. 11. Nervenendigungen in der Muskelspindel. 2 Wochen altes Mäuschen.

Fig. 14—15. Intramuskuläre Nervenendigungen. Mäuseembryo von 1,3 cm Länge (Fig. 14) und 3 Wochen altes Mäuschen (Fig. 15).

Fig. 16. N. Vagus. Mäuseembryo von 1,3 cm Länge,

Fig. 17. Aortawand. Mäuseembryo von 1,5 cm Länge.

Fig. 18. Muskuläre Schicht der Harnblase. Mäuseembryo von 1,3 cm Länge.

Fig. 19—20. Herzganglien. Mäuseembryo von 1,3 cm Länge.

Fig. 21—25. Nervenendigungen im Herzmuskel. 2 Wochen altes Mäuschen.

Fig. 26—31. Zellen im Cortischen Organ. Mäuseembryo von 0,085 (Fig 26—27) bis 1,7 (Fig. 28—31) cm.

Fig. 32—35. Hautinnervation. 2 Wochen altes Mäuschen.

Fig. 36. Tasthaarinnervation. Mäuseembryo von 1,8 cm Länge.

Fig. 37. Haarinnervation. Einige Wochen altes Mäuschen.

Fig. 38. Menisken des Tasthaares. Einige Wochen altes Mäuschen.

Fig. 39—42. Papillae fungiformes der Zunge. Mäuseembryonen von 1 (Fig. 39), 1,2 (Fig. 40), 1,4 (Fig. 41, 42) cm Länge.

Fig. 43. Papilla circumvallata. Mäuseembryo 1,3 cm Länge.

Fig. 44. Papilla foliata. Mäuseembryo von 1,3 cm Länge.

Literaturverzeichnis.

1. Arnold: Die Gewebe der organischen Muskeln. Leipzig 1869.
2. Arnstein u. Lawdowsky: Über die Fortsätze der Nervenzellen in den Herzganglien. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XIX.
3. Aronson: Beiträge zur Kenntnis der zentralen und peripheren Nervenendigungen. Inaug.-Dissert. Berlin 1886.
4. Berkley: a) On complex nerve terminations and ganglions in the muscular tissue of the heart ventricle. Anat. Anz., Bd. IX, 1893, b) The intrinsic Nerve syppley of the Cardinal Ventricles. The Johns Hopkins Hospital Reports. Rep. in Neurology II, IV. Baltimore 1894.
5. Bethe, Albrecht: Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des Frosches. Archiv f. mikrosk. Anatomie, 1895, Bd. 44, S. 185.
6. Botezat, Eugen: a) Die Nervenendigungen in der Schnauze des Hundes. Gegenbaurs Morphologische Jahrbücher, 1902, Bd. XIX, S. 139. b) Die Innervation des harten Gaumens der Säugetiere. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie, Bd. LXIX, 1901. c) Über das Verhalten der Nerven im Fpithel der Säugetierzunge. Ibidem. Bd. LXXI, 1903.
7. Calberla: Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XI, S. 442.

8. Dogiel: a) Die Nervenkörperchen (Endkolben W. Krause) in der Comea und Conjuctiva bulbi des Menschen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 37, 1891. b) Die Nervenendigungen in der Haut der äusseren Genitalorgane des Menschen. Ibidem. Bd. 41, 1893, S 585. c) Die Nervenendigungen im Bauchfell, in den Sehnen, den Muskelspindeln und in dem Centrum tendineum des Diaphragma beim Menschen und bei Säugetieren. Ibidem. Bd. 59, 1901, S. 1. d) Zur Frage über den feineren Bau der Herzganglien. Ibidem. Bd. 54, S. 237.

9. Fischer: Über die Endigung der Nerven in quergestreiften Muskeln der Wirbeltiere. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 13, 1877.

10. Fusari: Alcune osservazioni di fine anatomia nel campo di sistema nervoso periferico. Giornale della academia di medicina. Torino 1902, S. 426. b) Sulle terminazioni dei nervi nella mucosa della lingua dei mammiferi. Atti della reale Accademia dei Lincei. Vol. 11, S. 266.

11. Geberg: Über die Endigungen des Gehörnerven in der Schnecke der Säugetiere. Anat. Anz., 1893, Bd. VIII.

12. Gerlach: Über die Nervenendigungen in der Muskulatur des Froschherzens. Virchows Archiv, 1876, Bd. 66.

13. Grünstein, N.: Zur Innervation der Harnblase. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 55, 1900, S. 1.

14. His jun: a) Über die Entwicklung des Sympathicus bei Wirbeltieren mit besonderer Berücksichtigung der Herzganglien. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der VI. Versammlung in Wien, 1892, S. 76. b) Die Entwicklung des Herznervensystems beim Wirbeltiere. Abhandlungen der math.-physik. Kl. d. Kgl. Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaft, Bd. XVIII.

15. Heymans et Demoor, S.: De l'innervation du coeur des vértébrés à l'aide de la methode de Golgi. Archives de Biologie, 1893/94, t. 13a.

16. Jacques, P.: a) Recherches sur les nerfs du coeur chez la grenouille et les mammifères. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1894. b) L'état actuel de nos connaissances sur l'innervation du coeur. Ibidem. Série 5, VIII.

17. Klug: Über die Herznerven des Frosches. Archiv f. mikrosk. Anat., 1881.

18. Kölliker: a) Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1862. b) Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift, 1862, Bd. II.

19. Krause: Motorische Endplatten. Hannover 1869.

20. Ksyunin: Zur Frage über die Nervenendigungen in Larynx und in der Trachea der Säugetiere. Anat. Anz., 1897, Bd. XIII, N. N. 1, 2.

21. Kühne: Verhandlungen des naturwiss.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 3, H. 9, S. 277.

22. Langerhans, P.: Zur Histologie des Herzens. Virchows Archiv, 1873, Bd. 58.

23. Lawdowsky: Jahresbericht f. Anatomie und Physiologie von Hoffmann. Bd. XIV, Abt. I, S. 488.

24. v. Lenhossék: a) Der feinere Bau und die Nervenendigungen in den Maculae und cristae acusticae. Anat. Hefte herausg. von Merkel und Bonnet 1893. Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane von Michael Lenhossék. 1894.
25. Löwit: Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1875, Bd. 71.
26. Lustig: Sitzungsberichte der Wissenschaften, 1881, Bd. 83.
27. Mays, Karl: Über die Entwicklung der motorischen Endigungen in den quergestreiften Muskeln bei Amphibien. Berichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaft., Supplementheft zu Bd. LIX.
28. Müller, Erik: Zur Kenntnis der Ausbreitung und Endigungsweise der Magen-, Darm- und Pankreasnerven. Archiv f. mikrosk. Anatomie, 1892, Bd. 59, S. 629.
29. Obregia: Verhandlungen des X. intern.-mediz. Kongresses. Berlin 1890, Bd. I, Abt. I.
30. v. Openchowsky, Th.: Beiträge zur Kenntnis der Nervenendigungen im Herzen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, 1883, Bd. 58.
31. Ploschko: a) Über die Nervenendigungen im Larynx und in der Trachea. Anat. Anz., 1897, Bd. XIII, N. N. 1, 2. b) Nervenendigungen und Ganglien in Respirationsorganen. Ibidem. S. 12.
32. Rachmanow: Zur Frage der Nervenendigungen in den Gefässen. Anat. Anz., 1901, Bd. XIX, S. 555.
33. Ramón y Cajal: Biologische Untersuchungen. Neue Folge, 1892.
34. Ranvier: Leçons d'anatomie générale. Paris.
35. Retzius: a) Über die Enden des Nerven in den Genitalnervenkörperchen des Kaninchens. Intern. Monatsschrift f. Anatomie und Physiologie, 1890, Bd. VII. b) Zur Kenntnis der motorischen Nervenendigungen. — Die motorische Nervenendigungen im Herzen. Biologische Untersuchungen, Bd. 3. c) Über die sensiblen Nervenendigungen in dem Epithel bei den Wirbeltieren. Ibidem. Bd. IV, N. 7. d) Zur Entwicklung der Zellen des Ganglion spir. acust. und zur Endigungsweise der Gehörnerven bei den Säugetieren. Zur Frage von den freien Endigungen in dem Spiralganglion. Über die Endigungsweise der Nerven in den Haaren des Menschen. Intraepitheliale Endigungen der Nervenfasern. Ibidem. Bd. VI, 1904.
36. Schmidt V.: Zur Frage über die Innervation des Herzens. Russisches Archiv f. Klin. Medizin, 1897.
37. Smirnoff: a) Über die Nervenenden in den Nieren. Anat. Anz., 1901, Bd. 19. b) Zur Frage von der Endigung der motorischen Nerven in den Herzmuskeln der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat., 1900, Bd. XVIII, S. 105.
38. Schwarz: Über die Lage der Ganglienzellen im Herzen der Säugetiere. Archiv f. mikrosk. Anatomie, 1896, Bd. 53, S. 63.
39. Timofejew: a) Über die Nervenendigungen im Bauchfell und in dem Diaphragma der Säugetiere. Archiv f. mikrosk. Anatomie, 1902, Bd. 59, S 629. b) Über eine besondere Art von eingekapselten Nervenendigungen etc. Anat. Anz., 1895, Bd. XI, N. 2.

Aus dem anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.

Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen.

Von

Dr. med. F. Krauss in Charlottenburg.

Hierzu Tafel XXIII, XXIV und 14 Textfiguren.

Einleitung.

Der Umstand, dass bei den Reptilien ein meist mächtiges Lager von Pigment sich zwischen Oberhaut und Cutis einschiebt, vielleicht auch der periodisch wiederkehrende Häutungsprozess dürften wohl die Ursache dafür sein, dass die Epidermis-Cutis-Grenze bei dieser Tierklasse mannigfache Abweichungen von der entsprechenden Gewebsbildung bei Säugetieren darbietet, bei welchen eine solche Pigmentschicht fehlt und auch die Erneuerung der abgestossenen Hautepithelien in anderer, mehr allmählicher Weise vor sich geht. Ich habe daher Veranlassung genommen, dieses Gebiet einer näheren Untersuchung zu unterziehen, umsomehr, als neuerdings auch Arbeiten über die Grenzschicht des Menschen erschienen sind, welche zeigen, dass die Ansichten über dieses Thema noch weit entfernt davon sind, mit einander übereinzustimmen. Ich hoffe, dass die nachfolgende Untersuchung an der Haut von Reptilien vielleicht auch für die der Säugetiere und des Menschen nutzbringend sein möge, da die bei Reptilien vorhandenen, vielfach ursprünglicheren Verhältnisse geeignet sind, den Weg zu einer Klärung der bei den höheren Tieren vorhandenen Verhältnisse zu ebnen.

Historisches.

Was die niederen Wirbeltiere betrifft, so stammen die Angaben, welche die hier in Betracht kommenden Verhältnisse behandeln, zumeist aus älterer Zeit und schliessen sich meist an das bei Säugetieren, speziell beim Menschen, Bekannte an. Wie bei den Säugetieren, so hat man meistens auch bei den niederen Wirbeltieren eine Abgrenzung der Epidermis von der

Cutis durch eine Basalmembran angenommen, auf welche weiter unten noch zurückzukommen ist.

Leydig hat in seinen Arbeiten über die Haut der Reptilien hervorgehoben, dass die Zellen der unteren Malpighischen Schicht eine gezähnelte Beschaffenheit an ihrem unteren Rande besitzen. Auch Leydig nimmt eine Basalmembran in den meisten Fällen zwischen Cutis und Epidermis an, er macht aber weiter keine näheren Angaben über den Zusammenhang beider Gewebsschichten. Im Übrigen unterschied Leydig in der Cutis der Reptilien eine obere und eine untere bindegewebige Grenzschicht von mehr lockerem Charakter und eine mittlere, derbe Bindegewebspartie, welche aus längs-, quer- und senkrecht verlaufenden Faserbündeln besteht. F. E. Schulze beschrieb 1867 bei Fischen und Amphibien ebenfalls eine gezähnelte Auszackung am unteren Rand der basalen Epidermiszellen. Nach seiner Beschreibung sollten diese Zähnchen mit ebensolchen der oberen Cutisfläche nach Art des Ineinandergreifens der Haare zweier Bürsten sich mit einander verbinden. Sodann hat Kerbert eine Abgrenzung der Epidermis von der Cutis durch eine Basalmembran angenommen, glaubte aber an der unteren Fläche der Basalmembran, wo sie dem Bindegewebe der Cutis aufsitzt, eine Endothelauskleidung gesehen zu haben und schloss hieraus, dass hier ein System von Lymphräumen verhanden sei. Weiterhin hat Lwoff 1884 die Verhältnisse an der Grenze von Cutis und Epidermis bei Krokodilen und Hatteria beschrieben. Er fand beim Krokodil an der unteren Fläche der basalen Zylinderzellen der Epidermis ein System von netzförmig sich verbindenden Leisten, welche mit ebensolchen auf der oberen Fläche der Cutis zusammenpassten und welche zusammen ein System von Lymphräumen darstellen sollten. An der Haut von Hatteria beschrieb Lwoff gezähnelte Fortsätze an der oberen und unteren Fläche der Zylinderzellen, sowie ebensolche an der Cutis, welche mit den der unteren Fläche der Zylinderzellen in einander greifen sollten. Osawa hat dann in neuerer Zeit die mikroskopischen Verhältnisse in der Haut der Hatteria untersucht. Er bestätigte im Wesentlichen die schon von Leydig geäusserten Ansichten über die Beschaffenheit der Epidermiszellen bei Reptilien und über die Anordnung des Cutisgewebes. Auch die übrigen Autoren, welche sich mit der mikroskopischen Anatomie der Reptilien beschäftigt haben,

wie Blanchard, Maurer, Todaro, Batelli, Cartier haben nichts wesentlich Neues über die Beschaffenheit der Epidermis-Cutisgrenze mitgeteilt. Bezüglich der Amphibien hat in neuester Zeit Schuberg die Haut des Axolotl studiert und mittelst einer eigenen, von ihm angegebenen Färbemethode mit Dahlia Verbindungen zwischen den Ausläufern der Bindegewebszellen der Cutis und den basalen Epithelzellen der Epidermis gefunden. Schuberg wählte gerade den Axolotl zu seinen Untersuchungen wegen der Grösse der hier vorhandenen Zellen.

Weit reichlicher sind nun die Untersuchungen an der Haut der Säugetiere und besonders an der Haut des Menschen. Sowohl aus älterer, als aus neuester Zeit liegen solche in grösserer Zahl vor. Bis in die neueste Zeit hielt man streng an der Ansicht fest, dass die äussere Haut der Säugetiere aus zwei verschiedenen Keimblättern entstehe und zwar die Oberhaut aus dem äusseren, die Cutis aus dem mittleren Blatt resp. dem Mesenchym. Entsprechend dieser Entstehungsweise unterschied man die von diesen Keimblättern gebildeten Hautschichten scharf von einander, ohne irgend welchen näheren, geweblichen Zusammenhang zwischen ihnen anzunehmen. Bowman und Todd liessen in den vierziger Jahren des vorigen Jahrhunderts den Abschluss der Epidermis von der Cutis durch eine glashelle, strukturlose Membran geschehen. Kölliker und Ranvier haben hinsichtlich des konstanten Vorkommens dieser sogenannten Bowmanschen Membran sich reservierter ausgedrückt. Kölliker (8) sagt in Bezug auf die uns hier interessierenden Verhältnisse in weiterer Ausführung, dass bei menschlichen Embryonen im zweiten Monat die Oberhaut durchweg aus Zellen, die Cutis aus einem embryonalen, zelligen Bindegewebe bestehen. Zwischen beiden könne fast konstant ein zartes, strukturloses Häutchen wahrgenommen werden, welches leicht Falten bildet, nicht elastisch ist und ganz an die Linsenkapsel erinnert. Noch bestimmtere Andeutungen eines solchen Häutchens können bei älteren Embryonen wahrgenommen werden. Kölliker rechnet diese Membran genetisch zur Epidermis, obwohl sie später fast sicher mit dem Corium verschmelze. Er glaubt, dass die Membran eine Art Ausscheidungsprodukt der Oberhautzellen sei und setzt sie der Membrana propria der Drüsen und im Besonderen der strukturlosen Haut der Schweissdrüsen und Haarbälge an die Seite. Ferner gibt Kölliker an, dass im dritten Monat des

Embryonalstadiums sich Fibrillen in den tieferen Lagen des Bindegewebes der Cutis zeigen und vom siebten Monat an elastische Fasern. Hinsichtlich des Zustandes der Haut im postembryonalen Leben sagt Kölliker in seinem „Handbuch der Gewebelehre", dass die tiefsten Zellen der Malpighischen Schicht gleich einem Zylinderepithel senkrecht auf der Lederhaut stehen und in einfacher Lage unmittelbar der freien Fläche der Lederhaut aufsitzen; durch feine Fortsätze seien sie mit derselben wie verzahnt. Weiter sagt Kölliker: „In den Papillen ist der faserige Bau nicht überall gleich deutlich und erscheint statt desselben oft ein mehr gleichartiges Gewebe, das häufig wie von einem einfachen, hellen Häutchen begrenzt erscheint, ohne dass jedoch ein solches sich wirklich darstellen liesse. Andere Male ist die Oberfläche der Cutis an den Papillen und zwischen denselben fein gezackt, wie wenn hier feine Bindegewebsbündelchen frei endeten. Eine Kittsubstanz, wie manche Autoren, (Tomsa, Toldt) als Ausfüllungsmasse der Bindegewebslücken annehmen, ist mikroskopisch nicht nachzuweisen, wenn auch nicht zu bezweifeln ist, dass normal eine gewisse Menge Feuchtigkeit die Lederhaut tränkt, die pathologisch in grösserer Menge sich ansammeln kann." Ähnlich drückt sich Ranvier aus. Er legt den von der Oberhaut entblössten Papillen eine gefältelte Beschaffenheit bei. Ferner zeige ihre Oberfläche mehr oder weniger schiefe Leisten, welche im Profil gesehen, Zähnen ähnlich sind. Bei starker Vergrösserung mit Immersionslinse könne man erkennen, dass sie an ihrer Oberfläche von einer feinen, strukturlosen Membran bedeckt seien, der sogenannte Basalmembran. Später hat Ranvier jedoch an der Existenz einer Basalmembran gezweifelt oder wenigstens ihr regelmässiges Vorkommen in Abrede gestellt. O. Hertwig spricht sich bezüglich der Entwicklung der Haut und deren histologischer Beschaffenheit in seinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte ähnlich wie Kölliker aus. Von späteren Autoren hat dann Unna (27) die Ansicht geäussert, dass die Oberfläche der Papillen von Furchen durchzogen und dabei von einer ziemlich festen, cementartigen Masse überzogen sei, welche sich auch in das Innere der Papillen erstrecke. Die Basalzellen der Epidermis sollen protoplasmatische Fortsätze in diese Furchen hineinsenken, die indessen nicht scharf von ihnen abgegrenzt sind, sondern kontinuierlich mit verwaschenen Grenzen

in sie übergehen. Weiterhin fand Schütz an psoriatischer Haut durch Färbung mit Karbolfuchsin Ausläufer von Bindegewebszellen zu elastischen Fasern verlaufen und letztere zum Teil zwischen die Epithelzellen sie umspannend verlaufen, zum Teil in die Protoplasmafasern der Epithelzellen sich fortsetzen. Ähnliche Verhältnisse, wie für die psoriatische Haut, glaubt Schütz auch für die normale Haut des Menschen annehmen zu müssen. In gleicher Weise sah Löb elastische Fasern durch die Membrana limitans in die Interstitien der Malpighischen Zellen ziehen und dieselben umspannen.

Eingehende Untersuchungen über die Epidermis und ihre Verbindung mit der Cutis stellte Kromayer an und gebe ich dieselben wegen mannigfacher Beziehungen zu meinen Untersuchungen genauer und zum Teil wörtlich wieder. Kromayer nimmt eine konstant vorkommende Grenzschicht als Abgrenzung zwischen Epidermis und Cutis an. Mittelst einer von ihm angegebenen sogenannten flüchtigen Färbemethode (11) sei diese Membran stets nachzuweisen. Diese Grenzschicht sei mitunter ganz fein, könne aber die Dicke eines Viertels eines Zellkerns erreichen. Kromayer (9) hat die Entstehung der Membrana limitans auf ähnliche Vorgänge zurückgeführt, wie er sie bei der Heilung von granulierenden Wunden der Haut beobachtete. Wie dort durch den Zusammentritt von Epithelprotoplasma und jungen bindegewebigen Elementen: d. h. Fibroblasten, feinem fibrillären Faserwerk, Kapillaren, einkernigen Rundzellen eine homogene Schicht sich ausbildet, so sei auch die Grenzschicht ein gemeinsames Produkt von Epithel und Bindegewebe. Bezüglich der Verbindung der Epithelfasern mit Zellen oder Fasern der Cutis drückt sich Kromayer (9) sehr vorsichtig aus. Wenn Kromayer solche Verbindung auch in Abrede stellt, so sind seine Befunde doch nicht derartige, um solche Verbindungen ganz sicher und einwandsfrei zu verneinen. Wenigstens beim Frosche scheint er sogar solche sicher gefunden zu haben. Kromayer (9) schreibt: „das Epithel haftet mit seinem, die Protoplamafortsätze ausfüllenden Haftfasern an der oberen Fläche dieser Grenzschicht. Von der unteren Seite heften sich an die Grenzschicht die fibrillären Bindegewebsfasern an, derart, dass sie vollkommen an der Anheftungsstelle mit ihr verschmelzen, sodass die Grenzschicht als homogene Verdichtung dieser erscheint. Dort, wo dass subepitheliale, elastische Fasernetz deutlich aus-

gebildet ist, treten auch in wechselnder Menge elastische Fäserchen in die Grenzschicht ein, um sich in ihr zu verlieren. Ist die Grenzschicht dünn und sind diese elastischen Fäserchen reichlich und auch die Haftfasern der Zylinderzelle kräftig ausgebildet und deutlich die Färbung erkennbar, so kann es den Anschein gewinnen, als ob eine direkte Verbindung der Protoplasmafasern mit den elastischen Fasern vorläge, wie sie Schütz annimmt. Ich habe mich nie von dieser direkten Verbindung überzeugen können, glaube aber andererseits, dass bei der Kleinheit der Objekte und der Schwierigkeit, sowohl die Protoplasmafasern, wie auch die elastischen Fasern in einem und demselben Präparat zugleich tinktoriell darzustellen, die Frage überhaupt nicht sicher zu entscheiden ist. Jedenfalls sind aber Bilder, die zu solchen Annahmen verleiten können, unter normalen Verhältnissen sehr seltene Ausnahmen. Das gleiche gilt von den Bindegewebszellen. Wohl hat es den Anschein, als ob manchmal eine Zylinderzelle direkt einer Bindegewebszelle aufsässe. Man sieht unter normalen Verhältnissen gelegentlich überhaupt Bilder in dieser Grenzregion, über die man sich nicht klar werden kann. Als Regel kann man indessen sagen, dass eine direkte Verbindung von Epithel- und Bindegewebszellen unter normalen Verhältnissen nicht vorkommt. Eine feinere Struktur habe ich in dieser Grenzschicht nicht oder wenigstens nicht mit Deutlichkeit beobachten können. Bei den wechselnden Resultaten, die man mit Goldimprägnation erhält, kann man allerdings manchmal Bilder bekommen, die eine feinste Strichelung oder Streifung der Grenzschicht in paralleler Richtung zu den Haftfasern der Zylinderzellen zeigen. Ich würde das indessen nicht erwähnt haben, wenn ich nicht zufällig beim Frosche durch Goldbehandlung eine sehr prägnante Faserung dieser Grenzschicht dargestellt hätte. Zahllose feinste Fasern schlängeln sich zwischen den Protoplasmafortsätzen der Zylinderzellen senkrecht nach oben, ohne sich, soweit das bei der Kleinheit des Objektes möglich ist, zu beobachten, direkt mit den Protoplasmafasern zu verbinden."

Durch Injektionsversuche der interepithelialen Lymphspalten mit Asphalt und Terpentin hat Kromayer (9) nachgewiesen, dass die Grenzschicht keine geschlossene Membran, sondern siebartig durchlöchert ist und zwar, wie er glaubt, zum Zweck des Durchtrittes der Lymphe. Die Löcher seien nicht rund, sondern unregelmässig

und sollen eine in ganz bestimmter Richtung gestellte Längsachse besitzen. Je nach der Richtung, in welcher ein hinreichend dünner Schnitt die Längsrichtung nun trifft, erscheine dieselbe ohne Unterbrechung kontinuierlich oder durch Lücken unterbrochen. Die Grenzschicht stehe chemisch dem kollagenen Gewebe der Cutis nahe und besitze wie dieses eine geringe Dehnbarkeit und Elastizität. Die Epidermis und den gefässführenden Papillarkörper fasst Kromayer (9) als funktionell zusammengehörig unter dem Namen Parenchymhaut zusammen, indem er den Papillarkörper mit dem gefässführenden Teil, die Oberhaut mit dem Parenchym drüsiger Organe vergleicht. Kromayer (9) sagt weiter, dass der Papillarkörper im Verhältnis zur eigentlichen Cutis ein weicheres, kernreicheres Bindegewebe enthalte, sein Gewebe sei als ein auf einer früheren Entwicklungsstufe stehen gebliebenes, von mehr embryonalem Charakter zu betrachten.

In neuester Zeit haben Kreibich und Merk experimentell den Zusammenhang zwischen Oberhaut und Cutis studiert. Beide erzeugten teils durch oberflächliche Verbrennung, teils durch Mazeration Oedem und Blasen. Kreibich fand, dass die Oberhautzellen mit der Cutis sich durch Verzahnung verbinden, indem die Bindegewebszellen der Cutis an der Oberfläche mit keulenförmigen Anschwellungen endigen, zwischen welchen die Füsschen der basalen Zellen sich einschieben. Merk hat durch oberflächliche Verbrennung mittels Thermokauters Brandlinien und Oedem an der Haut amputierter Glieder erzeugt, ferner mazerierte er die Haut mit 10°/oiger Kochsalzlösung. Im Gegensatz zu Schütz leugnet Merk jede Faser- und Zellverbindung der Cutis mit dem Epithel, auch jede Verzahnung. Er nimmt nur eine Verklebung der basalen Epithelzellen mit dem Bindegewebe der Cutis durch eine Art klebriger Substanz oder Kitt an.

Vor Kurzem ist nun eine bemerkenswerte Arbeit von E. Retterer in Paris herausgekommen, welche die von ihm schon früher seit dem Jahre 1868 publizierten, zerstreuten Mitteilungen zusammenfasst und erweitert. Retterer nimmt in Bezug auf die Entwicklungsgeschichte der Haut einen völlig neuen Standpunkt ein, welcher naturgemäss auch auf die Frage der definitiven Verbindung zwischen Oberhaut und Cutis von Einfluss sein muss. Da Retterers Untersuchungen an Säugetieren durch die von mir an Embryonen der Saurier erhaltenen

Befunde vielfach bestätigt werden, so sehe ich mich genötigt. näher auf Retterers Arbeit einzugehen. Retterer bricht mit der bisher allgemein gültig gewesenen Anschauung von der Entstehung der Haut aus zwei Keimblättern. Nach Retterer entsteht und erneuert sich die ganze Haut aus der mittleren und unteren Zellreihe der Schleimschicht. Dieselben stellen ebenso wie für die Oberhaut, so auch für die Cutis und das Unterhautbindegewebe die eigentlich erzeugende Keimschicht dar. Diese Zelllagen vermehren sich nicht nur, um die Oberhautzellen zu ersetzen, welche durch Abschuppung verloren gehen, sondern auch, um Zellprodukte zu erzeugen, welche sich in Bindegewebe umwandeln und welche die neuen Lagen des Coriums darstellen. Die ganze Haut: Epidermis und Cutis ist nach Retterer das Produkt der Malpighischen Zellen. Um Bindegewebselemente resp. Cutisgewebe zu bilden, teilen sich die Malpighischen Zellen durch Mitose, vergrössern sich und erleiden eigenartige Umbildungen. Im Papillarkörper geht der Prozess langsamer vor sich, als in den interpapillären Bezirken der Haut. Auch ist in beiden Gegenden das Anfangsstadium verschieden. Wenn eine Papille sich neu bildet oder eine bestehende sich vergrössert, so vermehrt sich das körnige Protoplasma der Malpighischen Zellen und bildet an der Peripherie der Zellen ein fädiges Netz von leicht färbbarem, chromophilem Protoplasma, in dessen Maschen ein helles, wenig färbbares Hyaloplasma enthalten ist. Die Netze benachbarter Zellen verschmelzen und man sieht dann inmitten des Epithels helle Inseln, welche aus derartigen Netzen bestehen. Was nun den interpapillären Teil betrifft, so ist der Prozess im Anfang derart, dass eine grössere Zahl von Epithelzellen sich teilt, das Protoplasma sich vermehrt und mit dem der benachbarten Zellen zu einer homogenen, wenig färbbaren Protoplasmamasse verschmilzt, in welcher die alten, jetzt verkleinerten und mit verdichtetem Chromatin angefüllten Kerne nebst einigen grösseren Kernen liegen. In diesem gemeinsamen Protoplasma entwickelt sich später ein chromophiles Netz, in dessen Maschen ein helles Hyaloplasma enthalten ist. Von diesem Stadium an entwickelt sich der Prozess im Papillenteil der Haut, sowie im interpapillären Teil gleichartig weiter. Während ein Teil der neugebildeten Kerne später zu Grunde geht, werden die übrigen Kerne reicher an Chromatingehalt, sind dabei anfangs kleiner und eckig, später

wandeln sie sich zu spindelförmigen Kernen von Bindegewebszellen um. Im Hyaloplasma entwickeln sich Bindegewebsfibrillen, welche anfangs schwer, dann aber, je weiter man nach dem Corium zugeht, sich desto besser mit Collagenfarbstoffen färben. Im chromophilen Netz entwickeln sich nach Retterer die elastischen Fasern, welche anfangs in Punkten, Körnern von unregelmässig gewundenem Verlaufe auftreten und sich nach Unna, Tänzer oder Weigert färben. Die Kerne mit einem Rest sie umgebenden chromophilen Protoplasmas werden zu Bindegewebszellen. Auch das Unterhautbindegewebe entsteht durch weitere Umwandlung aus dem Corium, wobei schleimige Einschmelzung der Bindegewebsbündel eine wesentliche Rolle spielt. Die Bindegewebsbündel in den tieferen Lagen werden schmächtiger, indem die Zwischenräume zwischen den Bündeln grösser werden und sich mit einer amorphen Substanz erfüllen. Diese Substanz ist dem Hyaloplasma der oberflächlichen Schichten morphologisch gleich, unterscheidet sich aber von demselben dadurch, dass sie keiner weiteren Entwicklung mehr fähig ist, da sie aus der Umwandlung der Bindegewebsbündel hervorgeht, also das Endstadium der Entwicklung des Protoplasmas darstellt. Diese gelatinöse Substanz verflüssigt sich mehr und mehr und die Zellen werden frei und zu Leucocyten umgewandelt. Im Verlanfe der Entwicklung der Haut kommt es nach Retterer auch zur Bildung einer Basalmembran zwischen Cutis und Oberhaut. Er unterscheidet dieselbe hinsichtlich ihres mikrochemischen und morphologischen Verhaltens vom Bindegewebe und allen anderen Geweben. Die Membran, sagt Retterer, setzt Säuren und anderen Chemikalien, welche die übrigen Gewebe schwer schädigen, einen besonderen Widerstand entgegen. Ferner gibt Retterer an, dass sich in der Membran hier und da zerstreut Kerne vorfinden. Retterer hält die Membran für einen Abkömmling des Epithels, d. h. für ein Protoplasmagebilde, welches noch weiterer Umwandlung fähig ist und entsteht zwischen dem epithelialen Protoplasma und dem jungen Bindegewebe.

Material und Technik.

Zu meinen Untersuchungen habe ich lediglich Saurier verwandt mit Ausnahme eines Vertreters der Klasse der Krokodile: eines jungen Exemplars von Alligator lucius von 31,5 cm Länge.

Diesen habe ich noch gewählt, weil er viele den Sauriern sehr ähnliche anatomische Verhältnisse, aber grössere Epidermiszellen darbietet und damit besseren Nachweis der feineren Strukturverhältnisse in diesen Zellen ermöglicht. Von Sauriern habe ich folgende untersucht: aus der Familie der Lacertiden: Lacerta vivipara (erwachsen und Embryo), Lacerta agilis (erwachsen und Embryo,) Lacerta muralis (erwachsen), Algiroides nigro-punctatus (erwachsen.) Aus der Familie der Scincoidea: Anguis fragilis (erwachsen und Embryo). Gongylus ocellatus (erwachsen.) Aus der Familie der Agamiden: Agama inermis (erwachsen). Aus der Familie der Ascalobotae: Platydactylus muralis, (erwachsen und Embryo). Aus der Familie der Chamaeleontes: Chamaeleon vulgaris (erwachsen); schliesslich noch: Hatteria punctata (erwachsen und Embryo).

Die Haut von Hatteria (erwachsen) verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Thilenius in Breslau, die Embryonen von Hatteria punctata, sowie von Platydactylus muralis dem hiesigen Institute, das übrige Material habe ich von einer hiesigen Handlung bezogen.

Die Haut wurde behufs mikroskopischer Untersuchung meist verschiedenen Stellen des Tieres entnommen. Wo die Haut dem Knochen straff aufsass, wurde erstere in Verbindung mit dem Knochen entfernt, um die durch ein Abpräparieren der Haut von dem Knochen leicht herbeigeführte Lädierung derselben zu vermeiden. Bei ganz kleinen Tieren wurde zuweilen ein Querschnitt des ganzen Rumpfes hergestellt. Die Fixierung der Objekte erfolgte teils mittels Carnoyschen Gemisches, teils mittels konzentrierter Sublimatlösung oder Pikrinsublimatessigsäure, zuweilen auch mit Flemmingscher Lösung, vorzugsweise mit Zenkerscher Flüssigkeit, welche sich als besonders vorteilhaft für eine grosse Zahl von Färbungen erwies. Die Entkalkung geschah meistens mit 5%iger Trichloressigsäure, zuweilen auch mit einer Mischung von Acid. nitric.: ein Teil auf Alkohol 95%: vier Teile. Eingebettet wurde in Celloidin oder Celloidin-Paraffin. Zur Erzielung dünner Schnitte von 3—4 μ war ein vorheriges Bepinseln der Schnittfläche mit Mastix nach der Angabe von Heyder (4) durchaus notwendig, da wegen der hornigen Beschaffenheit der Epidermis und wegen der meist sehr verschiedenartigen Konsistenz der einzelnen Hautschichten die Schnitte

ohne diese Maßnahme meist zerrissen oder zerbröckelten. Ich bemerke noch, dass die mit Celloidin-Paraffin eingebetteten Objekte für die Bestreichung mit Mastix sich nicht eigneten, da der Äther, in welchem der Mastix gelöst ist, das im Celloidin-Paraffin noch enthaltene Celloidin löst und hierdurch die Oberfläche des zu schneidenden Blockes nicht genügend trocken wird. Statt Mastix wandte ich in diesem Falle die käufliche Gummi arabicum-Lösung mit Vorteil an. Dieselbe muss aber ziemlich dick mit dem Pinsel aufgetragen und gut auf der Oberfläche des Blockes verrieben werden. Die Schnitte müssen alsdann auf dem mit Eiweiss bestrichenen Objektträger in viel Wasser längere Zeit verweilen, damit das Gummi arabicum wieder aus dem Schnitt entfernt wird. In betreff der Färbung ist zu bemerken, dass die Reptilienhaut insbesondere die Epidermis im Allgemeinen Farbstoffe ziemlich langsam aufnimmt und müssen daher die Schnitte verhältnismässig lange in den Farbstofflösungen verweilen. Von Färbungen wurden ausser den einfachen Färbungen mit Alauncarmin und Hämatoxylin in ausgedehntem Maße die van Giesonsche Färbung mit Hämatoxylin und Säurefuchsin angewandt, ferner die vorzügliche Mallory-Stöhrsche Bindegewebsfärbung, wie sie Thomé (22) angegeben hat, sowie die verschiedenen Unnaschen Säurefuchsin-Färbungen (25) für Collagen, ferner zur Färbung der Epithelfasern die Kromayersche Färbung (modifizierte Weigertsche Fibrin-Färbung mit kurzer Einwirkung von Jod-Jodkalilösung), sowie die neue Unnasche Epithelfaserfärbung (28). Ich habe sodann die Weigertsche Färbemethode für Fibrin in der Art abgeändert, dass ich nach der Applikation der Jod-Jodkaliumlösung für einige Minuten eine 10°/oige wässrige Tanninlösung einwirken liess. Bei Applikation der Jod-Jodkaliumlösung während 15 Minuten und länger erhielt ich auf diese Weise eine für manche Zwecke sehr brauchbare Collagenfärbung, bei Applikation der Jod-Jodkaliumlösung während 30 Sekunden gewann die Kromayersche Färbemethode eine grössere Sicherheit, indem die Entfärbung nicht so schnell erfolgte. Die Prozedur ist demnach folgende: Alkoholische Methylviolettlösung und Anilinwasser āā 15 bis 30 Minuten, Abwaschen mit Kochsalzlösung, dann Jod-Jodkaliumlösung 30 Sekunden oder 15 Minuten je nach der beabsichtigten Gewebsfärbung (Epithelfaserfärbung oder Collagen), schliesslich 10°/oige wässrige Taninlösung 3 bis 5 Minuten, dann Abtrocknen mit

Fliesspapier und Entfärben. Ich entfärbte mit einer Mischung von Xylol: vier bis fünf Teile, Anilinöl: ein Teil. Man muss jedoch vermeiden, reines Xylol zuzusetzen, ehe der gewünschte Erfolg eingetreten ist, da alsdann ein weiteres Entfärben mit Anilinxylol unwirksam ist. Man kann bei diesem Verfahren mit Alauncarmin vorfärben. Zur Erzielung einer nachträglichen Epithelfaserfärbung nach der beschriebenen Collagenfärbung mit Jod-Jodkaliumlösung 15 Minuten und Tannineinwirkung habe ich nach der Entfärbung mit Anilinxylol und nach Applikation von reinem Xylol noch mit einer konzentrierten Lösung von Saffranin in Anilinöl 10 bis 20 Minuten gefärbt und hierbei eine hell braunrote Tinktion der Epithelfasern erhalten, welche mit dem tief blau gefärbten Collagen gut kontrastierte. — Die elastischen Fasern wurden nach Weigert oder Unna-Tänzer gefärbt.

Eigene Befunde.

Von den zahlreichen Befunden des zur Untersuchung gekommenen Materials geben wir nur diejenigen hier wieder, welche für das in Betracht kommende Thema von Wichtigkeit sind.

A. Embryonen von Reptilien:

1. Hatteria punctata, ca. 1 cm lang. Die Haut, im Allgemeinen ziemlich glatt, zeigt minimale, ganz im ersten Beginn begriffene Schuppenbildung. Die Epidermis ist meist zweireihig mit äusserer Epitrichialschicht; die Zellen der Epitrichialschicht sind spindelförmig, ihre Kerne gut färbbar. Die unteren Zellen des Rete Malpighi zylindrisch, die oberen rundlich. In den beginnenden Schuppenbildungen zeigt sich starke Kernvermehrung der basalen Epidermiszellen. Die Cutis, welche schon vielfach feinfasrig ist, steht durch protoplasmatische Zellbrücken in Verbindung mit der Epidermis. Die neugebildeten Kerne liegen im Bereich dieser Protoplasma-Brücken, sind vielfach stärker chromatinhaltig und kleiner als die Epithelzellenkerne. Schöne Kernteilungsfiguren sind vielfach sichtbar an zahlreichen Stellen im Bereich der Zellteilungsbezirke. Dort, wo das Epithel nicht durch protoplasmatische Brücken mit der Cutis verbunden ist, ist es von derselben durch eine feine Membran abgegrenzt und gleichzeitig oft durch einen feinen Zwischenraum getrennt.

2. Lacerta agilis, ca. 1 cm lang. Schnitt durch die Mitte des Rumpfes. Ebenfalls im ersten Beginn begriffene Schuppenbildung. Zwischen den Schuppenanlagen besteht die Epidermis aus zwei Reihen von Zellen, welche in der oberen Reihe mehr rundlich oder oval, in der unteren sich der Zylinderform nähern. Nach aussen befindet sich noch eine dünne Epitrichialschicht, in welcher abgeplattete, spindelförmige Zellen liegen. Das Protoplasma der Epidermiszellen ist in der nächsten Umgebung der Kerne körnig und stark chromophil, dazwischen finden sich hellere Intercellularpartien. Die Kerne zeigen zahlreiche schöne Kernteilungsfiguren, besonders in der

unteren Zellschicht. Die unteren Zellen der Epidermis sind durch eine feine, strukturlose Membran von der Cutis abgegrenzt. Die Cutis selbst besteht aus einzelnen rundlichen, meist aber geschichteten, spindelförmigen, dicht an einander liegenden und mit einander durch feine Protoplasmafasern in Verbindung stehenden, der Oberfläche der Haut parallel verlaufenden Zellen. Die Tela subcutanea bildet ein feines, spinngewebförmiges Maschennetz mit grossen Maschen, welche aus den Ausläufern sternförmig anastomosierender Zellen gebildet werden. Was die Schuppenanlagen betrifft, so stellen sie kleine, hüglige Erhebungen dar, in welchen die Zellen der Epidermis stark vermehrt sind und zahlreiche schöne Kernteilungsfiguren zeigen. Die Zellvermehrung geht bis in die Cutis hinein und ist dann hier eine Grenze zwischen Cutis und Epidermis nicht mehr wahrnehmbar. Die hellen Intercellularräume, welche zwischen dem die Kerne umgebenden chromophilen Protoplasma liegen, sind vielfach verbreitert. Die an die Zellvermehrung in der Epidermis stossende Cutis ist hierselbst von neu gebildeten Kernen ausgefüllt, welche teils durch granuliertes Protoplasma, teils durch dünne, hellere Protoplasmafäden mit den übrigen runden Zellen der Cutis zusammenhängen. Einzelne der neu gebildeten Kerne zeichnen sich hier durch stärkeren Chromatingehalt aus. Später noch findet eine gewisse Abgrenzung der Zellneubildung in der Epidermis von den Zellen der Cutis statt, indem die Kerne mehr in die Tiefe rücken. Siehe Abb. 1. Taf. XXIII. Rechts in der Abbildung sieht man noch einen Zusammenhang der Epidermis mit der Cutis durch neu gebildete Epithelzellen, im Übrigen ist dieselbe durch einen schmalen Saum netzförmigen, körnigen Protoplasmas von der Cutis getrennt. In den tieferen Schichten der Cutis nehmen die Zellen dann mehr Spindelform an und werden die sie verbindenden Fäden schon mehr fibrillenförmig.

3. Anguis fragilis. Embryo mit beginnender Schuppenbildung. Das Epithel der Epidermis ist meist zweireihig. Die basalen Zellen sind zylindrisch, darüber rundliche und nach aussen eine aus abgeplatteten Zellen bestehende Epitrichialschicht. Die Cutis besteht aus embryonalem Bindegewebe mit rundlichen, anastomosierenden Zellen. In den unteren Partien mehr spindelförmige Zellen und spärliche Fibrillenbildung. Die Cutis ist an vielen Stellen durch eine helle, feine Membran deutlich gegen die Epidermis abgesetzt, an anderen Stellen findet sich ein freier, schmaler Raum, an wieder anderen aber schmale, protoplasmatische Verbindungen zwischen beiden Hautschichten. In den beginnenden Schuppenanlagen sieht man bucklige Erhöhungen und starke Verbreiterungen des ganzen, epithelialen Saumes durch Kernvermehrung der Malpighischen Zellen, in denen sehr schöne Kernteilungsfiguren vorhanden sind. Das Protoplasma der basalen Zylinderzellen hängt durch ein schmales, feinmaschiges protoplasmatisches Netz mit der Cutis zusammen. Die Maschenzüge enthalten vielfach rundliche, stark chromatinhaltige Kerne, welche nach den tieferen Partien der Cutis den Charakter von Bindegewebskernen annehmen, während in den protoplasmatischen Zügen sich Fibrillen entwickeln. Elastische Fasern fangen an, sich in den tieferen Lagen der

Cutis auszubilden, in den Wandungen der grossen Gefässe sind sie bereits deutlich vorhanden. Pigmentbildung fehltnoch. Auch ist im Cutisgewebe noch keine Knochenbildung vorhanden.

4. Lacerta vivipara. Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen. Die Rückenschuppen sind gut ausgebildet, ebenso die Schilder der Bauchgegend. Die Epitrichialschicht ist durch Hämatoxylin dunkelblau gefärbt und mit hellen, platten Kernen durchsetzt. Dann folgt eine ziemlich breite Körnerschicht, wo die Kerne spärlich, zum Teil geschwunden oder undeutlich sind, sodann folgt die aus durchschnittlich zwei Zellreihen bestehende Malpighische Schicht, von welcher die unteren Zellen zylindrisch sind. Im Bereich der Malpighischen Zellen, besonders in der Rückenhaut sieht man hie und da Pigmentzellen mit verzweigten Ausläufern, welche in den Interstitien der Zellen verlaufen und mit einander anastomosieren. Reichlicheres Pigment findet man besonders in der Rückenhaut zwischen Epidermis und Cutis. Die Epidermis ist durch eine strukturlose Membran von der Cutis getrennt. Die eigentliche Cutis ist noch schmal, zeigt in einer homogenen Grundsubstanz einzelne rundliche, meist aber spindelförmige, von spärlichem, gut färbbarem Protoplasma umgebene Kerne, und in den tieferen Partien beginnende Fibrillenbildung. Die Cutis der Schuppen besteht grösstenteils aus einem locker retikulären, von zahlreichen Kernen und Pigment erfüllten Bindegewebe. In der Mitte einzelner Schuppen sieht man den Beginn der Entwicklung eines mehr dichten, faserreichen Bindegewebes und ist daselbst auch eine Kernvermehrung in der Malpighischen Schicht vorhanden, welche sich bis in die Cutis hinein erstreckt. Siehe Abbildung Nr. 5, Taf. XXIII. An diesen Stellen sieht man keine Abgrenzung der Epidermis von der Cutis. Die neugebildeten Kerne hängen durch sie umgebende Protoplasmamasse mit der Cutis zusammen. Im Bereich der Schilder des Bauches und der seitlichen Partien sieht man ebenfalls vielfach eine Neubildung der Cutis in der Art, dass die Zellen des Rete Malpighi in lebhafter Zellvermehrung sich befinden und direkt, ähnlich wie in Figur 5, in zellig protoplasmatischem Zusammenhang mit der Cutis stehen. An weiten Stellen der Bauchschilder ist es aber bereits zur Bildung eines breiten, körnigen Protoplasmasaumes (s. Abbildung 6, Taf. XXIII) gekommen. Man sieht noch an einigen Stellen des protoplasmatischen Saumes hie und da einige Kerne. Auch besitzt das Protoplasma zuweilen feine Lücken. Die Cutis zeigt in den oberen Partien, wo sie mit dem Protoplasma der neu gebildeten Kerne, resp. mit dem Protoplasmasaum zusammenhängt, zahlreiche neu gebildete Kerne, welche von einer geringen Menge dunkel gefärbten Protoplasmas umgeben sind und zum Teil auch körniges, dunkelbraunes Pigment enthalten. In den tieferen Cutispartien ist es zur Bildung von Spindelzellen und Fibrillen gekommen. Im weiteren Verlauf des Prozesses (Abbildung 7, Taf. XXIII) sieht man auch, wie eine feine Epithelfaserstreifung im Protoplasmasaum sich entwickelt, wie derselbe sich verschmälert und an manchen Stellen wieder durch ein strukturloses Häutchen von der Cutis abgegrenzt wird, zuweilen unter Bildung eines feinen Zwischenraumes zwischen Epidermis und Cutis.

5. Platydactylus muralis. (Siehe Abbildung 3, Taf. XXIV) Embryo 1 cm lang, Schuppenbildung bereits in Form kleinster Erhebungen über die Rückenfläche zerstreut, auch an den Extremitäten ist solche im ersten Beginn vorhanden. Die Epidermis ist meistens zwei- bis dreireihig und von der Cutis durch eine feine, strukturlose Membran abgesetzt. Epitrichialschicht mit einzelnen länglichen, stark färbbaren Kernen. Das Epithel der Malpighischen Zellen zeigt häufig ein fädiges Protoplasma und finden sich hier vielfach grössere, helle, unregelmässige Räume, welche von stärker gefärbten, chromophilen Protoplasmapartien umgeben sind. Mitunter ist der grösste Teil der Zelle von solchem hyalinen Raum ausgefüllt und der Kern entweder geschrumpft oder schwach gefärbt. An einzelnen Stellen befindet sich Pigment zwischen den Epithelzellen. Die Cutis ist feinfasrig mit eingestreuten Bindegewebskernen, die Fasern sind in der Tiefe etwas stärker ausgebildet. Feine elastische Fasern sind bereits deutlich in den derberen Partien der Cutis vorhanden, gehen auch als feine gekörnte Linien von gewundenem Verlauf bis an die Epithelgrenze hinan. An der Epidermis-Cutis-Grenze finden sich zuweilen grosse, langgestreckte Pigmentzellen, deren Kern meist noch gut sichtbar ist, auch finden sich vielfach feine Streifen braunen Pigments in der betreffenden Grenzpartie. An einzelnen Schuppen sieht man, wie eine starke Kernvermehrung in der Malpighischen Schicht im Gange ist. Siehe Abbildung 4, Taf. XXIV. Hier liegen zahlreiche kleine, stark chromatinhaltige Kerne, meist umgeben von chromophilem, netzbildendem Protoplasma. Einzelne neu gebildete Kerne in der Umgebung sieht man vielfach gebläht, schwach färbbar oder auch geschrumpft. Die neu gebildeten Kerne werden nach der Cutis zu grösser, zeigen häufig eine unregelmässige, zackige Form und bilden sich nach der Tiefe der Cutis hin in der Umgebung der Kerne feinste collagene Fibrillen, welche sich anfangs noch schwach, später besser färben. An den Stellen, wo die Neubildung der Zellen in der Epidermis Platz greift, verschwindet die feine strukturlose Membran, welche die Cutis von der Epidermis abschliesst. Die Fibrillenbildung im Protoplasma wird besonders durch die aufsteigende Gefässschlinge, welche sich dort in der Nähe befindet, eingeleitet. Es ist der in die Schuppe aufsteigende Seitenstrang der Cutis compacta, welcher sich hier ausbildet.

B. Erwachsene Reptilien.

1. Lacerta agilis. Die Hornhaut sitzt dem Epithel meist fest an und ist in den äusseren Partien vielfach abgeschilfert. Das Stratum granulosum besteht aus zwei Reihen platten, spindelförmigen Zellen. Die Malpighische Schicht ist aus zwei bis drei Reihen Zellen zusammengesetzt, von welchen die oberen mehr rundlich, die basalen mehr zylindrisch sind. Das Protoplasma der Malpighischen Zellen färbt sich stark. Im Rete Malpighi finden sich ebenfalls schwarze Pigmentzellen, welche vielfach über den unteren Epidermisrand bucklig hervorragen. Ausserdem sieht man in der Epidermis mässig zahlreiche Verzweigungen dieser Pigmentzellen. Das Protoplasma der basalen Malpighischen Zellen, deren untere Ränder in den Schuppen häufig spitz ausgezogen sind, hängt durch breitere und schmälere Protoplasmazüge mit der darunter liegenden

Cutis zusammen. Die Cutis zeigt in der oberen Grenzschicht ein mehr embryonales, gallertartiges, schleimiges Gewebe, welches sich mit Collagen-Farbstoffen nur sehr wenig färbt und aus einer homogenen Grundsubstanz mit Rund-, Spindelzellen und einzelnen sternförmig verästelten Zellen besteht. In der subepithelialen Region dieses embryonalen, gallertartigen Gewebes sieht man zahlreiche hellbraune Pigmentzellen mit rundem oder ovalem Kern, sowie ähnliche Pigmentschollen. In den unteren Partien der oberen Grenzschicht der Cutis findet sich schwarzes Pigment, welches teils aus kompakteren Massen, teils aus zahlreichen, stark verästelten Pigmentzellen besteht und sich auch in die oberen Partien der Cutis erstreckt. Das Pigment ist wie gewöhnlich in der Rückenhaut mächtiger, als in der Bauchhaut. Die eigentliche Cutis zeigt an vielen Stellen, besonders an der Rückenhaut, eine mehr homogene Grundsubstanz mit spindelförmigen und sternförmigen Zellen und färbt sich ebenfalls daselbst nur schwach mit Collagenfarbstoffen. An anderen Stellen ist sie aber, wie gewöhnlich, aus vorzugsweise der Oberfläche der Haut parallel verlaufenden Bindegewebsbündeln zusammengesetzt, zwischen welchen spärliche aufsteigende und quer verlaufende Bündel vorhanden sind. Die Zellen dieser Bindegewebsbündel haben sehr lange, fein ausgezogene Kerne. Das Unterhautbindegewebe ist zartmaschig und enthält in der Rückenhaut grosse Lymphräume. Elastische Fasern, meist spärlich, sehr fein, gehen bis an die Epidermis-Cutisgrenze.

2. Algiroides nigropunctatus. (Schmuckechse). Schnitt durch die Mitte des Rumpfes. Die Verhältnisse der Grenzschicht zwischen Epidermis und Cutis sind hier sehr ähnliche, wie bei Lacerta agilis. Stratum corneum teilweise abgehoben, ziemlich breit, nach aussen häufig fein gezähnelt, enthält spärliches Pigment. Stratum granulosum schmal, mit deutlichen, abgeplatteten Kernen. Rete Malpighi zweireihig. Das Protoplasma der Malpighischen Zellen ist körnig und färbt sich mit Hämatoxylin ziemlich stark. Im Rete Malpighi liegen an manchen Stellen auch dunkelbraune Pigmentzellen, deren anastomisierende Ausläufer ein fein verästeltes Netz in den Interstitien der unteren Epidermiszellen bilden. Die basalen Epidermiszellen senden grösstenteils sehr feine, aber auch etwas breitere, nicht färbbare, protoplasmatische Ausläufer gegen die Cutis hin zur Bildung eines feinen, protoplasmatischen Netzwerkes. in welchem einige Rund- und Spindelzellen liegen. Diese netzförmige Schicht liegt in der oberen Partie der oberen Grenzschicht, ist meist ziemlich schmal und geht nach innen über in eine streifenförmige, in den Rückenschuppen breitere, kompakte schwarze Pigmentschicht. Dort, wo die Pigmentschicht weniger dicht ist, wie an der Bauchhaut, sieht man, wie die protoplasmatischen, netzförmigen Züge allmählich eine collagene Färbung annehmen und in das Bindegewebe der Cutis übergehen. Die schwarze Pigmentschicht grenzt an die eigentliche Cutis und reicht zum Teil noch in dieselbe hinein. So befinden sich in der Rückenhaut noch zahlreiche, fein verästelte, mit einander anastomosierende, schwarze Pigmentzellen, in den mittleren und sogar unteren Partien der eigentlichen Cutis. Zwischen den Schuppen grenzt die eigentliche Cutis mit der schwarzen Pigmentschicht dicht an die Epidermis. Im Übrigen

ist die eigentliche Cutis aus ziemlich feinen, längs-, quer- und senkrecht verlaufenden Bindegewebsbündeln zusammengesetzt. Die elastischen Fasern, teilweise ziemlich reichlich, in gewöhnlicher Anordnung und Verbreitung, gehen nicht über die obere Grenzschicht hinaus.

3. Anguis fragilis. Vier Monate alt. Haut der Kopfgegend. Bildung breiter Schilder, welche in einen schmalen, verhornten Saum auslaufen. Mehrschichtige Epidermis. Auf die mächtigen verhornten Lagen kommen grosse helle, polyedrische Zellen, welche anfangs kleiner und schmal, nach der Tiefe zu aber sehr gross werden und im Durchschnitt zwei bis drei Reihen bilden mit Wabenbildung und hellen stark lichtbrechenden Körnern. Die Kerne in den äusseren Reihen dieser Zellen sind teilweise geschrumpft, meist sehr gross, enthalten auch hie und da zerfallenes Chromatin. Die Schleimschicht besteht aus zwei bis drei Reihen Zellen, deren Protoplasma sich ziemlich stark färbt und hie und da auch starke Pigmenteinlagerungen zeigt. Die Kerne sind rundlich, diejenigen der untersten Reihe etwas grösser. An vielen Stellen Kernteilung. Die untersten Zellen des Rete Malpighi stehen durch protoplasmatische Brücken mit der Cutis in Verbindung, welche teils einen mehr homogenen, teils einen mehr bindegewebigen, fasrigen Charakter trägt, mit vielen eingestreuten Bindegewebskernen. In der Cutis befindet sich an vielen Stellen eine reichliche elastische Faserbildung, welche aber nicht in die Epithelien hineinreicht. An manchen Stellen sieht man zwischen Cutis und Oberhaut schmale Züge von schwarzem Pigment eingelagert. Noch keine Knochenbildung im Cutisgewebe.

4. Gongylus ocellatus. Die äussere Haut wird von dachziegelförmig sich deckenden Schildern gebildet. Es gelingt, mit der Pinzette von dem frischen Objekt die Knochenplatten der Schuppen zu entfernen. Jede Schuppe enthält, wie man schon bei Lupenbetrachtung sehen kann, elf Knochenplatten: je zwei seitliche, vier hintere, drei vordere. Sie sind durch bindegewebigen Septen verbunden und stossen die spitzen Enden der hinteren und vorderen in einer zickzackförmig verlaufenden Mittellinie zusammen. An der Seite der bindegewebigen Septen nahe dem inneren Rande besitzen die Knochenplättchen deutliche lamellöse, dem Rand parallel verlaufende Streifen und grosse in zwei Längsreihen verlaufende Knochenkörperchen. Im übrigen Teil der Schuppe sind die Knochenkörperchen mehr unregelmässig gelagert. Im mittleren und hinteren Teil der Schuppe befindet sich nahe der Oberfläche der Knochenplatten schwärzliches, nach hinten verzweigtes Pigment, im vorderen Teil ein zartes, hellbraunes Pigment. Durchschnitt durch den Rumpf. Brustgegend. Die Epidermis ist in den äusseren Partien stark verhornt, dann kommt ein faseriges, in Verhornung begriffenes Gewebe mit abgeplatteten Zellen und teilweise undeutlicher Kernbildung. Dann das Stratum granulosum mit ca. zwei Reihen abgeplatteter Zellen und dann die Schleimschicht, welche aus ca. zwei Zellreihen besteht. Das subepitheliale Bindegewebe der Cutis bildet meistens eine schmale Schicht und besteht aus äusserst feinen, sich meist nur wenig oder gar nicht färbenden Bindegewebsfasern, welche ein enges Maschenwerk bilden von den im unteren Teil der oberen Grenzschicht gelagerten Knochen-

platten entspringen und vielfach direkt an die spit'z auslaufenden untersten Zellen der Schleimschicht herantreten,[1]) ohne dass man eine collagene Abgrenzung am unteren Zellenrand der Epidermis wahrnehmen kann. In den Maschen findet sich nahe dem unteren Rande der Epidermiszellen teils schwarzes, dunkles Pigment, teils kleine, helle Pigmentzellen mit rundlichem Kern. In den unteren Teilen des Maschenwerkes finden sich grössere, länglich ovale Zellen mit stark gefärbtem Kern und ganz in der Tiefe in kleinen Ausbuchtungen des wellig verlaufenden oberen Randes der Knochenplättchen richtige Osteoblasten. Die Knochenplättchen zeigen einen verschiedenen Grad der Verknöcherung. Es finden sich auch solche, welche ein mehr osteoides Gewebe besitzen. Man findet alle Abstufungen zwischen osteoidem und Knochengewebe. Die Knochenplättchen sitzen der Cutis manchmal dichter, manchmal aber nur sehr lose auf. Die eigentliche Cutis ist in gewöhnlicher Weise angeordnet, aus längs, quer und senkrecht verlaufenden Bindegewebsbündeln bestehend. An einzelnen Stellen sieht man aus der Cutis entspringende senkrechte Bindegewebsbündel stilartig in die Cutispartien, welche die Knochenplättchen tragen, einstrahlen. Das osteoide Gewebe der Platten besteht grösstenteils aus senkrecht nach der Oberfläche in dickeren Bündeln aufstrebenden Fasern, welche an vielen Stellen auseinander weichen um querverlaufende Fasern durchzulassen. Auch finden sich in ihnen hier und da kleine eckige Hohlräume, in welchen Knochenzellen liegen. Die Plättchen, welches reines Knochengewebe haben, färben sich mit Hämatoxylin van Giesonscher Färbung bläulich, während die osteoiden Partien mehr eine rötliche Bindegewebsfärbung annehmen. Die bindegewebigen Septen, welche die Plättchen von einander trennen, führen Blutgefässe, ebenso wie die Haversischen Räume, welche die Knochenplättchen durchsetzen. Letztere besitzen nahe dem oberen Rande eine demselben parallel verlaufende lamellöse Streifung. In den unteren Partien des Cutisgewebes finden sich hie und da Einlagerungen von dunkelbraunem Pigment. Das Unterhautbindegewebe ist meistens spärlich, engmaschig. Die elastischen Fasern, welche aus dem Unterhautzellgewebe entspringen, sind an manchen Stellen sehr reichlich und ziehen mit feinen Fäserchen bis an die Malpighischen Zellen, mit welchen sie hie und da auch in Verbindung zu treten scheinen.

5. Agama inermis. Siehe Abbildung 9, Taf. XXIV. Die Haut des Rückens und der Seitenpartien ist mit kleineren und grösseren Höckern besetzt, welche besonders an der oft dornartigen Spitze stark verhornt sind. Mikroskopisch

---

[1]) Hier sowohl, als auch an einigen anderen Stellen, wie z. B. bei Agama inermis No. 5 folgende Seite, bei Hatteria punctata No. 6 Seite 338, sowie bei Alligator lucius No. 11 Seite 343 ist öfters von einer Verlaufsrichtung der Bindegewebsfasern von der Cutis nach der Epidermis die Rede, statt umgekehrt von der Epidermis nach der Cutis, was streng genommen der von uns vertretenen Auffassung von der Entstehung der Bindegewebsfasern der Cutis widerspricht. Um jedoch der Übersichtlichkeit der Darstellung keinen Eintrag zu tun, ist hier bei der Beschreibung der Befunde auf diesen Unterschied nicht immer geachtet worden.

zeigen sich die äusseren Hornpartien oft abgeblättert und am freien Rande breit sägeförmig ausgezackt. Das hierunter folgende Stratum granulosum besteht meistens aus einer Zellreihe, die Malpighische Schicht ebenfalls nur aus einer Reihe von rundlichen Zellen. Das Protoplasma dieser Zellen färbt sich stark und springt oft, sich zuspitzend in die Cutis vor. Die obere Grenzschicht der Cutis bildet besonders im Schuppenteil ein sehr lockeres, fein reticuliertes Gewebe, welches in seinen Knotenpunkten vielfach sternförmig anastomosierende, zuweilen pigmenthaltige Zellen enthält. In den engen, subepithelialen Maschen: amorphes helles Pigment und einzelne Bindegewebszellen. Die zarten Bindegewebsfasern des feinen netzförmigen Gewebes der oberen Grenzschicht treten vielfach dicht an die unteren Epithelzellen heran und gehen in deren Protoplasma über, ohne dass[1] man eine collagene Umrandung an den Fasern oder Zellen nachweisen kann. Meistens ist aber eine ganz feine, hier und da gröbere, collagene Abgrenzung der Epidermis gegen die Cutis vorhanden, welche häufig eine unregelmässig wellige Linie entsprechend dem unregelmässig welligen Verlauf des unteren Randes der basalen Zellen bildet. Nahe der eigentlichen Cutis finden sich im lockeren Bindegewebe, welches hier etwas stärkere Bindegewebsfasern aufweist, sehr gross verzweigte dunkelbraune und schwärzliche Chromatophoren. Sie liegen vielfach in einem Lymphraum, dessen Wandung aus konzentrisch angeordnetem, äusserst fein reticuliertem Gewebe besteht. Ausser diesen dunkelbraunen Chromatophoren findet man in geringer Anzahl auch ebensolche hellbraune, sowie kleinere Pigmentschollen. Die eigentliche Cutis besteht aus derben, meist parallel der Oberfläche verlaufenden Bindegewebszügen, zwischen welchen quer und senkrecht verlaufende ziehen. Zwischen den Schuppen grenzt die Cutis mit längs verlaufenden Bindegewebszügen unmittelbar an die Epidermis, welche ihr hier vielfach aufliegt. In den tieferen Cutislagen gegen das Unterhautbindegewebe einzelne Pigmentzellen. Das Unterhautbindegewebe enthält sehr weite, durch schmale Bindegewebszüge getrennte Lymphräume. Die elastischen Fasern, welche aus dem Unterhautbindegewebe kommen, verlaufen in gewohnter Weise mit den Bindegewebsfasern, gehen aber nicht in die Epidermis. Die Protoplasmafaserung der Epidermiszellen ist eine äusserst feine und nicht im Detail zu verfolgen.

6. Hatteria punctata. Präparat vom Rücken in der Nähe eines Dornes. Die Epidermis zeigt in den oberen Partien besonders der Schuppen ziemlich stark verhornte Lamellen. Die äusserste, teilweise abgeschilferte Partie ist gezähnelt und färbt sich mit Hämatoxylin van-Gieson hellgelb, die hierauf folgende Partie schmutzig braungelb und zeigt Andeutungen früher vorhanden gewesener Kerne. In beiden Schichten Streifen dunkelbraunen, feinkörnigem Pigments. Unterhalb der verhornten Lage kann man ein zwei- bis dreireihiges Stratum granulosum unterscheiden, ferner ein bis zwei Reihen Malpighischer Zellen. In den Schuppen sind oft mehr solcher Zellreihen vorhanden. Die Kerne der Malpighischen Zellen sind rundlich.

[1]) Siehe Bemerkung S. 336 unten.

Auch finden sich im Rete Malpighi z. T. stark pigmentierte Zellen, ferner solche mit beginnender Pigmentbildung um den Kern herum. Diese Zellen zeigen vielfach feine, anastomosierende Ausläufer. Diejenige Zellen, welche Pigment aufgenommen haben, sind oft etwas grösser, als die übrigen. Die basalen Malpighischen Zellen, besonders die der Schuppen sind am unteren Rande vielfach spitz zulaufend, fein gezähnelt und stehen in inniger Verbindung mit den Bindegewebsfasern des Cutisgewebes, sodass man eine collagene Abgrenzung der Cutis gegen die Epidermis nicht wahrnehmen kann. Diese Bindegewebsbündel zeigen ein verschiedenes Verhalten (s. Abb. 10, Taf. XXIII). An einzelnen Stellen haben sie das Eigentümliche, dass sie in den tieferen Lagen der Cutis bei den verschiedenen Collagen-Färbungen die Färbung gut annehmen, dagegen in ihrem Verlauf nach der Epidermis hin[1]) teils ganz ungefärbt bleiben, oder nur schwach diffus sich färben oder auch nur einzelne Fibrillen gefärbt zeigen und in diesem Falle dann meist die am Rande der Bündel gelegenen Fibrillen. Andere Bindegewebsbündel zeigen dagegen bei gewissen Färbungen eine kräftige Collagen-Färbung und lassen sich ihre Fibrillen bis in und zwischen die Protoplasmakörper der basalen Malpighischen Zellen verfolgen, wo sie verzweigte Büschel oder auch ein feineres Netzwerk mit feinen Endästen bilden. Diese letzten Ausläufer der Bindegewebsbündel sieht man nämlich bei gewöhnlichen Collagen-Färbungen häufig nur schwach sich färben und findet man gewöhnlich dann einen hellen Zwischenraum zwischen Epidermis und der oberen Cutispartie. Nur bei kräftigeren Collagen-Färbungen, wie besonders der Malloryschen, weniger gut bei der van Giesonschen und den Unnaschen Säurefuchsinfärbungen gelingt es, diese Fasern deutlich zu färben. Man sieht alsdann die letzten Ausläufer der Büschel und Netze stumpf oder mehr spitzig innerhalb des Protoplasmas der basalen Zellen in deren unterer Hälfte enden, einzelne lassen sich auch durch die Interstitien der Zellen weiter nach aussen verfolgen. Durch Anwendung der neuen Unnaschen Epithelfaserfärbung ist es mir gelungen, nachzuweisen, dass die Enden der collagenen Fibrillen mit den Epithelfasern in Verbindung stehen. Man sieht in der Abb. 11, Taf. XXIV, wie die blau-violetten, teilweise gewundenen Epithelfasern ziemlich tief unter die Zellränder herabsteigen und sich in die hellgefärbten Bindegewebsfasern fortsetzen. Die intensive Färbung der Protoplasmafasern geht an einzelnen Stellen oft ziemlich plötzlich und unvermittelt in die helle Färbung der Bindegewebsfibrillen über, an anderen Stellen ist aber der Übergang ein mehr allmählicher. Dort, wo die Bindegewebsbündel keine Färbung angenommen haben, sieht man, wie sich die Epithelfasern lockenförmig den oberen Enden der Bündel anschmiegen. Die collagenen Bündel nehmen in der Tiefe des Papillarkörpers, wie schon früher erwähnt, eine stärkere collagene Färbung an. Das Bindegewebe des Papillarkörpers ist im übrigen ziemlich locker und sind dort, wo die Bindegewebsbündel sich gut färben, auch die Epidermiszellen durch scharfen collagenen Rand gut abgegrenzt. In den häufig sehr feinen und engen subepithelialen Maschen liegen reichliche Mengen

[1]) Siehe Bemerkung S. 336 unten.

amorphen, hellen Pigmentes, welches teils in langen der Oberfläche parallel verlaufenden Zügen, teils in verschiedenen grösseren und kleineren Haufen angeordnet ist Auch sieht man hellbraune, glänzende Pigmentzellen mit grossem ovalem Kern in den Maschen unter der Epidermis, ausserdem ziemlich grosse Zellen mit hellem zartem Protoplasma und ovalem Kern, sowie hier und da Zellen mit körnigem Protoplasma, welche sich mit Biondischer Farblösung intensiv rot färben, während die Kerne blau gefärbt werden. Ebensolche granulierte Zellen finden sich auch in tiefen Lagen der Cutis nahe dem Unterhautbindegewebe. In den tieferen Lagen der oberen Grenzschicht, nahe der kompakten Cutis liegen grosse verzweigte, schwarze und dunkelbraune Chromatophoren, daneben auch kleinere, ebensolche Pigmentzellen und Pigmentschollen. Die eigentliche Cutis besteht aus ziemlich derben, längs, quer und senkrecht verlaufenden Bündeln, zwischen den Schuppen grenzt sie mit longitudinalen, kräftigen Bindegewebszügen direkt an die Epidermis, ohne dass hier ein lockeres Zwischengewebe sich findet. Häufig sitzt das Epithel hier nur lose den Bündeln auf. Das Unterhautbindegewebe ist locker, enthält nur dort, wo es an die Cutis grenzt, spärliches Pigment und einige grössere Pigmentzellen. In der Oberhaut finden sich auch zahlreiche Sinnesorgane von der Form, wie sie Osawa beschrieben hat (s. Abb. 12, Taf. XXIV). Sie bestehen aus einer Gruppe von ca. 15 pallisadenförmig gestellten, hohen Zylinderzellen. Nach der Weigertschen, von Kromayer modifizierten Methode der Färbung der Protoplasmafasern zeigt es sich, dass sich die Epithelfasern der Sinneszellen ebenso gut färben, als die der übrigen Epithelzellen. Immerhin besteht ein Unterschied in der färberischen Reaktion. Mit der von mir oben angegebenen Epithelfaserfärbung, wobei nach der Jodeinwirkung noch eine 10proz. Tanninlösung für einige Minuten angewandt wird, konnte ich eine starke Färbung der Epithelfasern der gewöhnlichen Epithelzellen erhalten, während die Epithelfasern der Sinneszellen ungefärbt blieben. Hierbei zeigten die in der Mitte der Sinnesepithelreihe gelegenen Zellen stellenweise ein eigentümlich zerklüftetes, bräunlich gefärbtes Protoplasma. Die Sinnesepithelzellen werden durch schmale gebogene Zylinderzellen zu beiden Seiten gegen das übrige Epithel abgeschlossen. Die Kerne der Sinneszellen liegen nach dem basalen Pole zu. Ein lockeres, retikuläres, an Lymphspalten reiches Gewebe schliesst sich in Form eines, nach der Cutis zu konvexen, halbkugeligen Polsters an die Sinneszellen an. Straffe Bindegewebszüge, welche konzentrisch geschichtet sind, umgeben dasselbe und schliessen es gegen die Cutis ab.

7. Lacerta vivipara. Schnitt durch den Rumpf (Leber und Darm). Äussere, verhornte Schicht zeigt einen ganz feinen ausgesägten Rand und enthält hie und da feine braune Pigmentstreifen. Am Rücken und zwischen den Schuppen haftet die Hornschicht fester an, ist daselbst gleichmässig längs geschichtet, an den übrigen Partien ist sie häufig abgeschilfert und hängt oft nur durch schmale Faserbrücken mit der übrigen, noch anhaftenden Hornschicht zusammen. Das hierauf folgende Epithel besteht aus ca. 4—5 Reihen Zellen. Dieselben sind in den äusseren Partien abgeplattet und mit teilweise undeutlicher

Kernbildung versehen, in den tieferen Partien rundlich. In der untersten Reihe der Malpighischen Zellen finden sich zuweilen zwischen denselben gelegene hellbräunliche Pigmentzellen, welche mit zierlichen, anastomosierenden Ästen die Interstitien der Malpighischen Zellen durchziehen und bis zu den abgeplatteten Zellen reichen. Die Verzweigungen zeigen im Durchschnitt häufig feine, tropfenartige Anschwellungen. Dieses epitheliale Pigmentnetz besteht für sich und anastomosiert nicht mit dem tiefer gelegenen Pigmentnetz der Cutis. Es ist am reichlichsten in der Haut des Rückens und der seitlichen Rumpfpartie, es fehlt in der Bauchhaut. Die Cutis zeigt in den Schuppen vielfach ein zartes, feinmaschiges Bindegewebsnetz, während zwischen den Schuppen die derbe Cutisschicht nahe bis an die Epidermis reicht. Die Epidermiszellen sind nahezu überall von der Cutis durch feinere oder gröbere, gut ausgebildete Bindegewebsfasern abgegrenzt. Hie und da jedoch sieht man in den Schuppen die untersten Malpighischen Zellen spitz auslaufen und direkt mit einer Bindegewebsfaser in Verbindung treten, ohne dass eine collagene Umrandung zwischen den einzelnen Zellrändern nachweisbar ist; vielmehr zeigt sich dann in diesen auslaufenden Zellzipfeln häufig eine helle, diffuse Collagenfärbung des Protoplasmas und auch das Bindegewebsbündel fängt mit feinen Fibrillen im Protoplasma des Zellzipfels an (s. Abb. 8, Taf. XXIV.) Die Fibrillen bilden an einigen Stellen hie und da ein feines Netz in der unteren Hälfte des Protoplasmas der basalen Zellen (s. schemat. Textfig. 13). Auch ist der Verlauf der collagenen Grenze nach aussen gegen das Protoplasma hin nicht immer ganz geradlinig, sondern die Linie hat häufig kleine, in das Zellprotoplasma vorspringende Unebenheiten (s. schematische Textfig. 10). In den lockeren, subepithelialen Bindegewebsmaschen befindet sich, namentlich in der Haut der Seitenpartien und des Bauches dicht unter dem Epithel gelegen eine schmale Schicht heller, grösserer Zellen mit feinkörnigem Protoplasma, welches zuweilen zarte, spitze Ausläufer besitzt, sowie helle, amorphe feinkörnige Massen. Alsdann kommen grosse, hellbraune, mit Hämatoxylin sich dunkelblau färbende Zellen mit rundem, bläschenförmigen Kern. Diese Zellen sind meistens oval und oft ziemlich langgestreckt, der Oberfläche der Haut parallel gerichtet. Die Zellen finden sich in der betreffenden Schicht allenthalben: sowohl in der Haut des Rückens, als der Seitengegenden und des Bauches. Sie liegen auch noch in grösserer Zahl zwischen der nächstfolgenden Schicht: den schwarzen Pigmentzellen, durch welche sie häufig verdeckt erscheinen. Was dieses schwarze Pigment betrifft, so ist es in der Rückenhaut in grösseren Haufen, in den Seiten- und Bauchpartien in mehr schmalen Streifen angeordnet. Es liegt in den tieferen Partien des lockeren Bindegewebes der Schuppen und in den oberen Partien des derben Cutisgewebes, reicht aber bisweilen auch in die mittleren Partien desselben hinein. Zwischen den Schuppen, wo die Cutis bis nahe an das Epithel reicht, grenzen auch die schwarzen Pigmentmassen bis an die Malpighischen Zellenschichten. Die schwarzen Pigmentzellen sind sehr vielgestaltig: zum Teil ziemlich gross und stark verästelt, zum Teil sehr klumpig. Die Cutis zeigt das gewöhnliche

Verhalten: längs und quer verlaufende, sowie senkrecht aufsteigende Bindegewebsbündel. In Begleitung der letzteren sieht man spärliche, feine, aus dem Unterhautbindegewebe kommende, elastische Fasern aufsteigen und gegen das Epithel hinziehen, ohne jedoch in dasselbe einzudringen. Das Unterhautbindegewebe ist spärlich an der Seiten-, stärker an der Bauch- und Rückengegend entwickelt und enthält wenig dunkles Pigment.

8. Lacerta serpa (muralis). Nach aussen feine, mit spärlichem Pigment durchsetzte Cuticula. Stratum corneum vielfach ausgefasert. Stratum granulosum besteht aus durchschnittlich zwei Reihen abgeplatteter Zellen mit teilweise undeutlicher Kernbildung, sodann folgt das zweischichtige Stratum Malpighi mit oberen Rundzellen und unteren, mehr zylindrischen Zellen. Die meisten Malpighischen Zellen haben kleine, hellbraune Pigmenteinlagerungen. Auch finden sich in der unteren Malpighischen Zellschicht stellenweise dunkelbraune Pigmentzellen, sowie deren Verästelungen eingelagert. Sehr feine, aber deutliche Epithelfaserung. Die Epidermis ist von der Cutis gut abgegrenzt durch eine meist feine Bindegewebslinie, welche aber nach dem Protoplasma der Basalzellen zu verwaschene, unregelmässig geformte Partien, mitunter auch kleine, scharf begrenzte Zacken aufweist. Von dieser Linie, besonders von den kleinen collagenen Unebenheiten und Zacken scheinen zuweilen Epithelfasern zu entspringen. In den subepithelialen Maschen des lockeren Cutisgewebes befinden sich helle, kleinere und grössere Pigmentzellen mit zuweilen sichtbarem, rundem, bläschenförmigem Kern. Einige dieser Zellen sind oval, langgestreckt, mit der grösseren Achse der Oberfläche der Haut parallel verlaufend. Je eine Zelle füllt gewöhnlich eine Bindegewebsmasche aus. In den tieferen Partien der oberen Genzschicht, sowie in den oberen Partien des derben Cutisgewebes sieht man reichliches, schwarzes Pigment. Zuweilen reicht dasselbe auch in die oberen Partien des lockeren Bindegewebes der Schuppen hinein und reicht dann ganz an die Epidermis hinan, wie in den Partien zwischen den Schuppen, in welchen Fällen man dann von den hellen Pigmentzellen nichts sieht. Das schwarze Pigment ist meist klumpig, wenig verästelt. Das eigentliche Cutisgewebe ist von gewöhnlicher Anordnung, ziemlich mächtig, das subkutane Bindegewebe locker, weitmaschig, die elastische Fasern spärlich, fein, gehen bis zur Epidermis, ohne in dieselbe einzudringen.

9. Platydactylos muralis. Nackengegend. Einzelne grössere Höcker, welche wiederum kleinere Erhebungen besitzen. Auch zwischen den grösseren Höckern finden sich kleinere. Die Malpighischen Zellen bilden meist ein bis zwei Reihen, sind rundlich, in der unteren Reihe mehr zylindrisch· Darüber kommen noch ca. zwei bis drei Reihen abgeplatteter Zellen, welche nach oben kleiner werden. In der Epidermis sehr spärliches Pigment, Epithelfasern sehr fein. Die eigentliche Hornschicht besteht aus einer äusseren, breiten homogenen Schicht, welche sich mit Pikrin gelb färbt. Der äusserste Rand ist fein gezähnelt. Darunter breite, faserige Schichten mit Spalten, welche dem früheren Kern entsprechen und welche zum Teil noch Kernreste einschliessen. Die innerste Lage der eigentlichen Hornschicht färbt sich

durch Säurefuchsin stark dunkelrot, ist körnig und enthält deutliche Kernreste. In den Schuppen unter der Epidermis lockeres, feinmaschiges Bindegewebe. Die zarten Bindegewebsbündel, welche häufig von sternförmig anastomosierenden Zellen mit ovalem Kern besetzt sind, gehen bis dicht an das Epithel. In den feinen Maschen der Grenzschicht, sowie in der oberen Partie der kompakten Cutis liegen vielfach grössere, rundliche oder unregelmässig geformte Zellen mit hellem Kern in der Anordnung, dass eine Zelle von einer Masche eingeschlossen ist. Ferner findet sich daselbst braunes Pigment und schwarze Pigmentkörnchen. Das Epithel der Epidermis ist durch das feine Bindegewebe, welches die Maschen umschliesst, meist deutlich abgegrenzt. An einzelnen Stellen sind die unteren Ränder der unteren Malpighischen Zellen zipfelförmig gegen die Cutis ausgezogen und verbinden sich die Bindegewebsfasern derart mit ihnen, dass das Collagen der Bündel bei Verbindung mit der Zelle aufhört. An der Grenze von lockerer und kompakter Cutis grosse, stark verzweigte Chromatophoren, welche ihre Ausläufer vielfach bis dicht an die Epidermisgrenze senden. Die Cutis besteht aus derben Bindegewebszügen, welche zum Teil der Oberfläche parallel verlaufen, andererseits senkrecht in die Höhe steigen, grösstenteils aber von querverlaufenden, sehr starken, scharf abgegrenzten Bindegewebsbündeln durchsetzt werden, welche auf dem Durchschnitt eine stärkere Färbung zeigen als die übrigen Bindegewebszüge. Die Bindegewebsfasern des Cutisgewebes enthalten ziemlich reichliche Kerne. Dieselben liegen in den quergetroffenen Bündeln, meist in der Mitte, sind von etwas unregelmässiger Form und von einem schmalen Hohlraum umgeben. Unterhautbindegewebe locker, von grösseren und kleineren Lymphräumen durchsetzt.

10. Chamaeleon vulgaris. Schnitt durch den Rumpf. Grössere und kleinere höckerartige Schuppen. Die sehr mächtigen, verhornten Partien sind teilweise in Ablösung begriffen. Nach aussen ist der Rand der verhornten Schicht vielfach gezackt. Zwischen den verhornten, in Ablösung begriffenen Schichten befindet sich an manchen Stellen noch eine kernhaltige, Epitrichialschicht. Stratum granulosum besteht aus ca. zwei Reihen abgeplatteter Zellen mit teilweise undeutlicher Kernbildung und zeigt geringe Längsstreifen. Stratum Malpighi meist zweireihig, enthält spärliches, hellbraunes Pigment. Die obere Grenzschicht der Schuppen bildet ein grösstenteils weitmaschiges Netz von lockerem Bindegewebe, in welchem enorm grosse Zellen mit körnigem, oft stark färbbarem Protoplasma und rundem Kern von eckiger oder ovaler Form liegen. Je eine Zelle liegt in einer Masche. In einzelnen dieser Zellen sieht man auch Vakuolenbildung. Diese liegen dann mehr in den tieferen Partien der oberen Grenzschicht. In den unmittelbar unter dem Epithel gelegenen daran stossenden, kleineren Räumen finden sich ebensolche kleinere Zellen, meist aber entweder dunkles, körniges Pigment oder helles, körniges Pigment. Auch einzelne grosse, verzweigte dunkelbraune Chromatophoren finden sich unmittelbar unter der Epidermis; zwischen den Schuppen stösst die eigentliche Cutis direkt an die Epidermis. Die Epidermis ist überall durch collagene, fein fibrilläre Linien, hie und da auch durch gröbere der-

artige Linien von der Cutis abgegrenzt. Zuweilen ist im subepithelialen Schuppenwerk der Maschen die collagene Färbung der Fasern eine etwas schwächere. Epithelfasern äusserst fein, kaum sichtbar. Die Cutis zeigt gewöhnliche Anordnung, das Unterhautbindegewebe vielfach weitmaschig. Elastische Fasern an manchen Stellen reichlich, sind mit ihren Ästen nicht über die obere Grenzschicht zu verfolgen.

11. Alligator lucius, 31,5 cm lang. Mehrschichtiges Epithel. Die Malpighische Schicht hat eine Dicke von drei bis fünf Zellenreihen. Die Zellen sind rundlich. Die basalen meistens zylindrisch und an ihrem unteren Ende stark ausgefranzt (s. Abb. 13, Taf. XXIII). Bei einfacher Färbung mit Hämatoxylin und Alaunkarmin während 24 Stunden sieht man bereits sehr deutlich die in den Franzen der Zellen verlaufenden Epithelfasern. Zwischen den Malpighischen Zellen liegen hie und da ebenso grosse oder noch grössere braune pigmentierte Zellen, welche durch feine, mit einander anastomosierende, in den Zwischenräumen der Malpighischen Zellen liegende Ausläufer verbunden sind. Über der Malpighischen Schicht liegt eine meist ebenso mächtige Schicht von platten, körnigen Zellen mit ovalem Kern. Diese Zellen werden nach der Hornschicht hin spärlicher und ihre Kerne undeutlicher. Zwischen ihnen befinden sich zahlreiche, spindelförmig gestaltete Streifen bräunlichen Pigments. Die eigentliche Hornhaut hat die Dicke von mindestens der Hälfte der übrigen Epidermis, ist lamellös geschichtet, vielfach stark gewellt und enthält reichliche, zarte braune Pigmentstreifen. Hie und da sieht man an einigen Stellen der unteren Partien der kompakten Hornhaut intensiv gefärbte, körnige Massen von streifiger Anordnung. Durch eine helle, sich wenig färbende Schicht von ungefähr gleicher Dicke, wie die Malpighische Schicht ist die Epidermis von der Cutis abgegrenzt. In dieser Schicht liegen spärliche, ziemlich grosse Kerne und helle, mit den gewöhnlichen Färbungen schwer zu erkennende Faserzüge. Bei der von mir durch Tanninzusatz modifizierten Weigertschen Fibrinfärbung, ebenso mit der Unnaschen Orange-Säure-Fuchsin-färbung, besonders aber mit Malloryscher Färbung erhält man die Bindegewebszüge dieser Schicht sehr deutlich gefärbt. Die beiden erstgenannten Färbungen haben noch den Vorteil, die Epithelfasern deutlich zu zeigen. Wenn man jedoch der Malloryschen Färbung eine Boraxkarmin-Färbung vorausschickt, so sieht man auch hier die Epithelfasern ganz deutlich und Bindegewebsfasern noch schärfer als bei den zuerst erwähnten Methoden. Die also gefärbten Bindegewebszüge ziehen von der Cutis[1]) in Form von schräg oder mehr senkrecht aufsteigenden Fasern, treten dann in die helle Schicht ein und bilden daselbst ein dicht verzweigtes Netz. Die an die Epidermis stossenden schief oder der Oberfläche parallel verlaufenden Endäste des Netzes senden dann kleine Zähne in und zwischen die Protoplasmakörper der basalen Epithelzellen. Diese Zähne sind grösser und in gleichmässigeren Abständen in der Haut des Schwanzes angeordnet, während sie in der Haut des Rumpfes niedriger und häufig mehr schief gestellt sind. Nirgends sind die Zähnchen jedoch höher, als der Längsdurchmesser der unteren Hälfte der basalen Epidermiszellen beträgt. Die Zähnchen geben nun, wie besonders am Schwanz,

[1]) Siehe Bemerkung S. 336 unten.

aber auch am Rücken ganz scharf zu sehen ist, die Ursprungsstätte ab für die Epithelfasern. Die Epithelfasern entspringen an den grösseren Zähnen des Schwanzes, meist von kleinen seitlichen Zipfeln des stumpfen Endes der Zähne als feine Äste, welche weiterhin sich netzförmig verzweigen (s. Fig. 14, Taf. XXIV, sowie schematische Textfigur 14, S. 356), nach aussen verlaufen und durch das ganze Stratum Malpighi nachzuweisen sind. Ebenso lassen sich die Epithelfasern, welche in die feinen Franzen der basalen Zellen als Haftfasern hineinverlaufen, sich auch als Fortsetzungen feiner Fibrillen des subepithelialen Bindegewebsnetzes verfolgen. Zwischen den Fasern dieses Netzes sieht man auch mehrfach quer durchschnittene Bindegewebsbündel, welche häufig von den Ausbuchtungen des unteren Randes der unteren Epithelzellen bedeckt werden. In einigen Fällen waren auch Verbindungen von Fortsetzungen von verästelten Bindegewebszellen, welche dicht unter dem Epithel lagen, sowie von feinen elastischen Fasern mit den Haftfasern der Epidermiszellen nachweisbar. Ferner sieht man auch Bindegewebsfibrillen zuweilen aus dem subepithelialen Netz in die Interstitien der Malpighischen Zellen eindringen und ziemlich weit nach aussen verlaufen. Was im übrigen die Grenzschicht betrifft, so ist sie von verschiedener Dicke und fehlt in den Einsenkungen zwischen den Schuppen. Sie ist auch am Bauch sehr dünn. Sie enthält in den mittleren und tieferen Partien, besonders der Rückenhaut, zahlreiche ziemlich grosse dunkelbraune Pigmentzellen. Diese Pigmentzellen zeichnen sich aus durch eine ausserordentlich starke, vielfach anastomosierende Verästelung. Die Äste öffnen sich meist gegen die Epidermis hin. Zuweilen findet sich in dem lockeren Maschengewebe der oberen Grenzschicht auch körniges, helles Pigment, welches bei Hämatoxylinfärbung einen grauen Ton annimmt. Die eigentliche Cutis besteht aus derben Bindegewebszügen, welche meist in ziemlich unregelmässiger Weise sich durchflechten und in ihren Zwischenräumen auch häufig dunkle Pigmentzellen enthalten. Zwischen den Schuppen grenzt die Cutis mit mehr longitudinalen Zügen, welche Pigment enthalten können, an die Epidermis. Das Unterhautbindegewebe ist sehr reich an elastischen Fasern, besonders in der Haut des Schwanzes.

Besprechung der mitgeteilten Befunde.

Die oben mitgeteilten Befunde des Verhaltens der Epidermis-Cutisgrenze in der Reptilienhaut stellen, wie wir gesehen haben, sehr verschiedenartige Bilder dar, und wir wollen nunmehr versuchen, dieselben nach dem ihnen zugrunde liegenden Plane zu erklären. Wir werden mit den bei Embryonen gefundenen Verhältnissen beginnen und hieran anschliessend die weitere Collagenbildung im Protoplasma, insbesondere das Zustandekommen der Abgrenzung der Cutis von der Epidermis durch collagene Faserbildung verfolgen und am Schlusse der Betrachtuug noch das Verhalten der Epithelfasern in den basalen Epidermiszellen zum darunterliegenden Cutisgewebe behandeln.

Im frühesten embryonalen Stadium (Embryo von Hatteria) zeigt die Haut einfache Verhältnisse: unter einer äusseren Epitrichialschicht ein meist zweischichtiges Epithel, welches an einigen Stellen Kernteilung und Zellvermehrung aufweist. Nur hier und da ist die Zellvermehrung eine derartige, dass die Oberfläche der Haut leicht hügelig hervorgewölbt wird. Diese Stellen sind als die ersten Anlagen der Schuppenbildung anzusehen. Die Epidermis ist durchweg durch ein strukturloses Häutchen von dem noch vorwiegend zelligen embryonalen Cutisgewebe abgegrenzt. Das Cutisgewebe selbst beteiligt sich nicht an dem Zellvermehrungsprozess. Wenn nun die Schuppenentwickelung weiter vorwärts schreitet (Embryo von Lacerta agilis Abbildung 1 Taf. XXIII), so sehen wir die zellige Vorwölbung durch stärkere Zellvermehrung von Seiten der basalen Epithelzellen zunehmen, das strukturlose Häutchen an der Grenze von Epidermis und Cutis ist geschwunden und die neu gebildeten Zellen drängen gegen die Cutis vor. Letztere sind alsdann meist derart angeordnet, dass sie durch breite Protoplasmamassen oder durch schmälere Protoplasmafortsätze noch zusammenhängen, vielleicht infolge davon, dass, wie auch Retterer meint, die Zellvermehrung so schnell vor sich gegangen ist, dass die Zellen keine Zeit hatten, sich gänzlich voneinander zu trennen. Gleichzeitig sind die Kerne kleiner, etwas eckiger und chromatinreicher geworden. Dieses zellig-protoplasmatische Gewebe, welches nun je nach dem Grade der Abgrenzung der Zellen voneinander mehr kompakt (siehe Abbildung 5 und 6 Taf. XXIII) oder mehr netzförmig (siehe Abbildung 1 Taf. XXIII) ist, liegt zwischen Epidermis und Cutis und geht allmählich ohne scharfe Abgrenzung in letztere über. Es ist nicht mehr möglich zu sagen, wo die Epidermis aufhört und die Cutis anfängt.

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung findet man häufig in diesem zellig-protoplasmatischen Zwischengewebe einen auffallenden Mangel an Kernen. Ich vermute, dass dieselben nach der Cutis gewandert sind. Ob ein Teil der Kerne, wie Retterer glaubt, zugrunde geht, konnte ich nicht mit Sicherheit konstatieren. Wohl traf ich hier und da auf einzelne Chromatinreste oder auf Kerne, welche man als hydropisch geblähte ansprechen konnte, indessen waren diese Befunde nicht häufig und nicht charakteristisch genug.

In diesem Stadium nun vollzieht sich dort, wo die Protoplasmaschicht an die Cutis grenzt, die erste Bildung von neuem Bindegewebe. Neben Kernen von rundlich-eckiger Form und stärkerem Chromatingehalt sieht man Kerne, welche nach der Tiefe der Cutis mehr und mehr Spindelform annehmen. Gleichzeitig entwickeln sich in den protoplasmatischen Zügen Bindegewebsfibrillen. So kommt es dann schliesslich in der netzförmigen Protoplasmamasse zur Bildung eines netzförmigen, in der mehr kompakten zur Bildung eines dichteren Bindegewebes.

Ich möchte zur Ansicht neigen, dass von Anfang an das protoplasmatische Zwischengewebe je nach der späteren Gestaltung des Bindegewebes verschieden angelegt wird. Im allgemeinen werden dort, wo wir später, wie in der oberen Grenzschicht der Cutis der Schuppen netzförmiges Bindegewebe antreffen, netzförmige Protoplasmazüge angelegt, während die mehr kompakte Protoplasmamasse dort gebildet wird, wo später netzförmige Bindegewebsbildungen der Cutis fehlen, besonders also dort, wo, wie in der Haut zwischen den Schuppen, die kompakte Cutis dicht an die Epidermis grenzt.

Um nun auf die neugebildeten Bindegewebsfibrillen zurückzukommen, so besitzen sie die Eigentümlichkeit, dass sie sich anfangs nur schwach, nach der Tiefe zu sich immer besser mit Fuchsin färben, d. h. eine stärkere Collagenisierung annehmen; (siehe Abbildung 4 Taf. XXIV), wo beim Embryo von Platydactylus der in die Schuppe aufsteigende, fibrilläre Bindegewebszug bereits deutlich angelegt ist und die Fibrillenbildung sich im Anschluss an das aufsteigende Gefäss entwickelt.

Ich werde im weiteren Verlaufe der Arbeit der Einfachheit halber stets unter collagener Beschaffenheit des Gewebes die Eigenschaft desselben verstehen, die Fuchsinfärbung anzunehmen, wenn auch, wie ich wohl weiss, beide Ausdrücke sich nicht immer ganz genau entsprechen.

Wie wir gesehen haben, bestätigt der für die Entwickelung der Haut geschilderte Vorgang im allgemeinen die Befunde, welche Retterer in Paris für die Neubildung der Cutis aus der Epidermis in der Haut der Sohle des Meerschweinchens und in der Penishaut des Hundes beschrieben hat.

Ich kann jedoch die in dem Maschenwerk enthaltene, von Retterer als Hyaloplasma bezeichnete Substanz, welche sich durch geringere Färbbarkeit auszeichnen soll, nicht als ein Protoplasma auffassen, welchem noch eine weitere Bildungsfähigkeit zuzuschreiben ist, sondern als eine lymphartige Gewebsflüssigkeit. Retterer lässt aus dieser Substanz die späterer Binde-

gewebsfasern entstehen, während ich dafür halte, dass dieselben sich in den die Maschen begrenzenden Protoplasmazügen im weiteren Verlauf der Entwickelung ausbilden. Ich kann im Gegensatz zu Retterer nur eine Art von Protoplasma annehmen. Dieses Protoplasma, welches, wie oben gesagt, sowohl netzförmige Züge, als auch mehr kompakte Massen bilden kann, ist je nach dem betreffenden Fall mehr oder weniger gut färbbar, wie wir dieses auch bei dem Protoplasma der Epithelzellen erwachsener Tiere finden. Sekundär kann sich ebenfalls später um die neu gebildeten Kerne herum eine Schicht von besonders gut färbbarem Protoplasma aus dem ursprünglichen Protoplasma differenzieren, wie bei dem Embryo von Lacerta vivipara (Abbildung 6 Taf. XXIII), wo sich in dieser Weise die hellen Pigmentzellen anlegen. Diese zeichnen sich beim erwachsenen Tier auch durch ein besonders mit Hämatoxylin stark färbbares Protoplasma aus.

Was nun die weitere Entwickelung des Epidermis-Cutisgrenzgebietes betrifft, so wird mit dem Fortschreiten der Bindegewebsentwickelung die protoplasmatische Zwischenschicht schmäler und kann schliesslich ganz verschwinden. So sehen wir in Abbildung 7 Taf. XXIII, wie sich mit der Verschmälerung der Protoplasmaschicht das Epidermisepithel wieder durch eine strukturlose Membran vom Bindegewebe der Cutis abgesetzt hat. Dies ist indes nicht immer der Fall und nur dort, wo wir auch bei erwachsenen Tieren eine Abhebung oder nur lose Verbindung der Epidermis mit der Cutis wahrnehmen. Im allgemeinen wird sich die Grenze zwischen Cutis und Epidermis sehr verschieden gestalten.

Wir sind hiermit zur Erläuterung der mannigfaltigen Bilder gelangt, welche die Grenzschicht der Haut bei erwachsenen Reptilien darbietet. Wir haben dabei besonders die embryonalen Vorgänge im Auge zu behalten, zumal die Tatsache, dass ein Stadium existiert, wo die Verbindung zwischen Epidermis und Cutis eine protoplasmatische ist, dass weiterhin Bindgewebsfibrillen sich in Protoplasmazügen bilden und dass anfangs die in der Nähe der Epidermis gelegenen Bindgewebszüge schwer oder gar nicht färbbar sind. Die in den Text eingefügten, schematischen Abbildungen stellen die Haupttypen der collagenen Verbindung zwischen den Cutisfasern und der Epidermis dar, sowie sich dieselben häufig in meinen Präparaten vorfanden, aber in den einzelnen Abbildungen nicht immer zur Anschauung gebracht werden konnten. Bei der weiteren Besprechung der Grenzschichtverhältnisse bei erwachsenen Tieren werden sie zur besseren Veranschaulichung der Verhältnisse dienen.

Bereits Kromayer (9) hat für die Haut des Menschen hervorgehoben, dass das lockere Bindegewebe des Papillarkörpers einen mehr embryonalen Charakter trage im Gegensatz zu der weiter ausgebildeten, eigentlichen oder kompakten Cutis. Wir werden nun bei den erwachsenen Reptilien finden, dass hier in den Schuppen noch weit mehr embryonale Verhältnisse anzutreffen sind, als bei den Säugetieren. Es liegt die Vermutung nahe, dass durch Einschiebung der meistens sehr mächtigen Pigmentschicht zwischen Epidermis und Cutis das Bindegewebe zuweilen in seiner vollkommenen Entwickelung und zwar mechanisch aufgehalten wird. Vielleicht ist aber auch der periodisch auftretende Häutungsprozess von Einfluss, denn ebenso, wie die Malpighische Keimschicht für den Neuersatz der verbrauchten Zellen der Epidermis nach aussen sorgt, ebenso ist es auch nicht von der Hand zu weisen, dass der Zellvermehrungsprozess bei der Häutung auch die unter ihr liegenden Schichten der Cutis während dieser Zeit beeinflusst. Ich bemerke, dass bei den von mir untersuchten Tieren die Häutung stets abgelaufen war. Es ist aber doch wünschenswert, dass der Einfluss der Häutung in dieser Beziehung noch weiter studiert werde.

An der Hand dieser Befunde bei Embryonen wollen wir nunmehr dazu übergehen, die Verhältnisse des Epidermis-Cutisgrenzgebietes bei erwachsenen Reptilien zu erläutern.

Die Verbindungsweise zwischen Epidermis und Cutis, welche den reinsten embryonalen Charakter trägt, also auf frühester, embryonaler Stufe stehen geblieben ist, ist die protoplasmatische oder protoplasmatisch-gallertgewebige. Bei Lacerta agilis (Abbildung 2 Taf. XXIII) und Algiroides nigropunctatus ist dieser Typus an vielen Stellen der Haut gut ausgebildet. Wir sehen hier am schönsten in den Schuppen, aber auch sehr deutlich an weniger hervorgewölbten Stellen der Haut zahlreiche, feinere oder auch gröbere, protoplasmatische Verbindungsbrücken der unteren Epidermiszellen mit dem Cutisgewebe. Auch das Cutisgewebe trägt an diesen Stellen in seinen oberen Partien einen embryonalen, zellig-schleimigen Charakter in der Art, dass die protoplasmatischen Ausläufer in embryonales, zelliges Bindegewebe oder Gallertgewebe übergehen. Weiterhin können wir dann auch Bilder bekommen, wo in der Cutis gelegene Bindegewebsfasern direkt durch protoplasmatische Züge mit den Epidermiszellen in Verbindung stehen. (Siehe beistehende, schematische Fig. 1 und Fig. 2 im Text sowie Abbildung 9 Taf. XXIV). Der collagene, faserige Abschluss der Cutis von der Epidermis fehlt alsdann, wie überhaupt häufig in der Haut von Reptilien zu beobachten ist, vollständig. Übrigens sind solche direkten Verbindungen

von Bindegewebsfasern mit protoplasmatischen Ausläufern oder dem Protoplasma der Epithelzellen auch bei Säugetieren an verschiedenen Körperstellen in neuster Zeit bereits beobachtet worden, sodass hierin nichts Fremdartiges liegt.



Fig. 1.

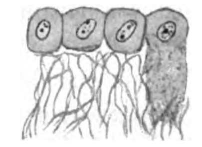


Fig. 2.

Wir kommen nunmehr zu einem weiter vorgeschrittenen Typus der embryonalen Verbindungsweise zwischen Epidermis und Cutis bei erwachsenen Reptilien. Dies ist derjenige Typus, bei welchem zwar ein bindegewebiger Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis vorhanden ist, wo aber die an die basalen Epidermiszellen grenzenden Partien der Bindegewebsfasern sich



Fig. 3.



Fig. 4.

durch eine fehlende oder verringerte Färbbarkeit für Collagenfarbstoffe auszeichnen, in der Art, dass die Färbbarkeit in um so stärkerem Maße abgeschwächt ist, je näher die Bindegewebsfaser sich dem Epithel befindet. Siehe Abbildung 11 Taf. XXIV Hatteria: Rückenhaut. (Embryonale

Achromie). Man kann Fasern verfolgen besonders in den Schuppen, bei welchen auf weite Strecken hin die Färbbarkeit für sämtliche collagenen Farbstoffe, auch für Mallory-Stöhrsche und Unnasche Säurefuchsinfärbung eine sehr schwache, fast unmerkbare geworden ist. Auf beistehenden schematischen Abbildungen Fig. 3 und 4 sehen wir das Verhalten solcher Fasern ebenfalls erläutert. Die Bindegewebsfasern bieten das Aussehen von Hyalinfasern dar oder haben eine diffus verwaschene, sehr blasse collagene Färbung (präcollagenes Stadium). Dabei fangen oft einzelne Fibrillen eines Bindegewebsbündels im Verlauf zu den tieferen Partien der Cutis bereits früher an sich zu färben. Namentlich färben sich die feineren Randfibrillen eines Bindegewebsbündels oft schon höher oben in der Nähe der Epithelgrenze, während die übrigen Fibrillen ungefärbt bleiben. Gerade wie wir dickere Bindegewebsbündel vom basalen Epithelsaum entspringen sehen, so sehen wir auch oft collagenfreie, feinste Bindegewebsfibrillen meist von zipfelförmig gestalteten Ausläufern der basalen Epidermiszellen abgehen und sich zu einem feinen Netze verbinden, welches wenig oder garnicht färbbar ist. (Siehe Hatteria Abbildung 11 Taf. XXIV, Agama inermis Abbildung 9 Taf. XXIV.) In allen diesen Fällen der Collagenbildung erscheint natürlich die collagene Abgrenzung der Cutis von der Epidermis als eine fehlende oder unvollkommene. In Bezug auf die des Collagens entbehrenden Bindegewebsbündel möchte ich annehmen, dass dieselben einer unvollkommenen Differenzierung des Protoplasma zu Bindegewebe ihre Entstehung verdanken und chemisch vielleicht mit dem Hyalin verwandt sind.

Wenn nun die Collagenbildung direkt am Basalrande der Epidermiszellen beginnt, so haben wir ein Verhältnis, welches, wie es bei den Reptilien, so auch bei den höheren Tieren als häufigstes zu bezeichnen ist; insbesondere bei den Säugetieren dürfte dasselbe als ein reguläres zu betrachten sein. Hier handelt es sich also um eine vollständige, collagene Abgrenzung der Epidermis von der Cutis. In den schwächsten Graden sind es feinste Bindegewebsfibrillen, welche den unteren Epithelrand der Epidermis oft arkadenförmig umsäumen. (Siehe beistehende schematische Fig. No. 6.) Es kann hier auch bei Reptilien vorkommen, dass verzweigte zarte Randfibrillen eines dickeren, im übrigen ungefärbten Bindegewebsbündels die collagene

Umrahmung bilden. Oft kommt es aber zur Ausbildung stärkerer Grenzfasern. Die Bindegewebsbündel stehen dann entweder mit den basalen Epidermiszellen in dichter Verbindung oder sind mit denselben nur locker verbunden oder sogar von denselben ganz abgetrennt. (Siehe beistehende schematische Abbildungen No. 8 und 9.) Wenn das Epithel vom Bindegewebe abgehoben ist, was wir z. B. in der Haut zwischen den Schuppen zuweilen beobachten, so kann dies schon in früher Zeit erfolgt sein, wie wir beim Embryo von Lacerta vivipara Abbildung 7 Taf. XXIII gesehen

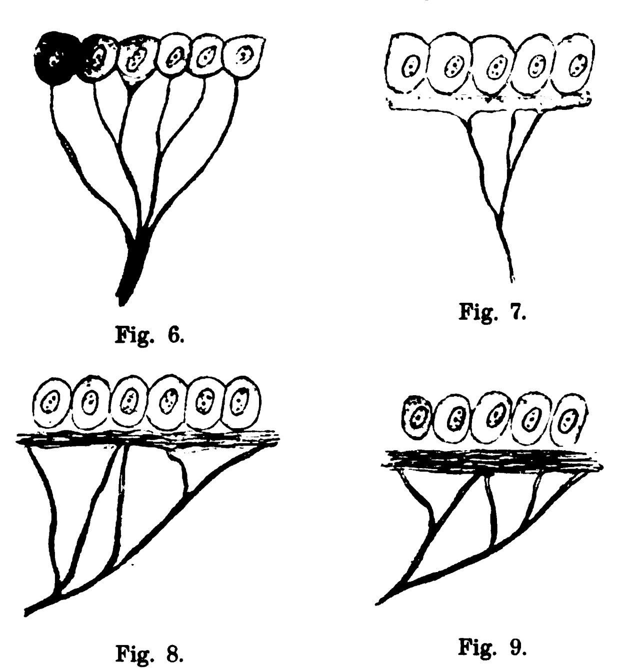


Fig. 6. Fig. 7.

Fig. 8. Fig. 9.

haben. Es könnten aber auch feinfaserige Verbindungen in solchen Fällen vorhanden gewesen sein, welche bei der Herstellung des Präparates sich gelöst haben. In diesen Fällen ist dann vielleicht nur ein Kitt oder schleimige Substanz das Bindemittel zwischen Epidermis und Cutis, was Merk in neuester Zeit für die Haut des Menschen als regelmässiges Verhalten angenommen hat.

Ich erwähne noch, dass die collagene Umrandung der unteren Epidermispartie in selteneren Fällen bei Reptilien verbunden sein kann mit einem darüber gelegenen, schmalen Saum einer Gewebssubstanz, welche sich im Zustande der oben

beschriebenen, präcollagenen Beschaffenheit findet. Dieser Saum zeigt dann eine diffuse und schwache Collagenfärbung. (Siehe beistehende, schematische Fig. No. 7.) Wenn dieser Saum sehr schmal ist, so erhalten wir dasjenige Bild, welches zur Annahme einer über der Cutis gelegenen, schwach sich färbenden, strukturlosen Basalmembran geführt hat. Bei erwachsenen Reptilien habe ich eine solche Grenzmembran nur sehr vereinzelt gesehen.

Von den zuletzt beschriebenen Collagenbildungen, welche als die regulären angesehen werden müssen, gehe ich nun über zu anderen Zuständen, welche den zuerst besprochenen der unvollkommenen Collagenisierung oder embryonalen Achromie der Bindegewebsfasern gewissermaßen entgegengesetzt sind. Es handelt sich nämlich hier um ein Hinübergreifen der Fuchsinfärbung in das Epidermisgebiet und zwar ist es der basale Teil der Epidermiszellen, welcher sowohl inter-, als intracellular davon betroffen wird. Der Ursprung der collagenen Bindegewebsfasern befindet sich bereits zwischen oder innerhalb der basalen Epidermiszellen. Dieser Prozess ist bei Reptilien ein ziemlich verbreiteter, mannigfaltiger und oft bei einem und demselben Tiere in nächster Umgebung der oben besprochenen mehr embryonalen Verhältnisse anzutreffen. Auch bei höheren Tieren sind in geringerer Häufigkeit und Ausbildung diese Verhältnisse zuweilen anzutreffen und sind hier schon seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts als eine Verzahnung der Cutisfasern mit den Zähnchen der Epidermiszellen aufgefasst worden. Nach meiner Ansicht, zu welcher ich durch meine oben dargelegte Auffassung der Entwicklungsgeschichte der Haut, speziell der Cutis, bestimmt werde, handelt es sich bei diesen Bildungen nicht um eine Verzahnung zweier fremder Massen ineinander, wie es das Hineinwachsen von Cutisfasern in das Epidermisgebiet nach der üblichen Anschauung darstellen würde, sondern um die Bildung von Collagen in der Protoplasmamasse, welche, wie wir oben gesehen haben, sich in einem gewissen Stadium der Entwicklung an der Cutis-Epidermisgrenze befindet und zwar speziell in dem Protoplasmagebiet, welches von den basalen Epidermiszellen ausgeht. Zugunsten meiner Ansicht dürfte auch sprechen, dass eine Trennung der Zähnchen von den Epidermiszellen durch Zerzupfung gewöhnlich nicht gelingt und

meist eine benachbarte Gewebspartie einreisst. Diese Collagenbildungen setzen sich dann weiter fort in diejenigen der Cutisfasern entsprechend der ursprünglichen, protoplasmatischen Verbindung zwischen Epidermis und Cutis.

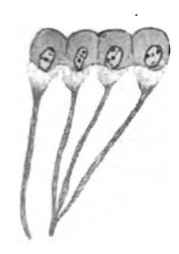


Fig. 5.

Die Bilder nun, welche durch die in und zwischen den basalen Epithelzellen gelegenen Collagenbildungen geliefert werden, können sehr verschiedenartige sein.

Der geringste Grad der Collagenbildung in den basalen Epidermiszellen ist derjenige einer diffusen, verwaschenen Fuchsinfärbung im Protoplasma derselben. Für gewöhnlich nimmt dieselbe jedoch nicht mehr als die untere Hälfte der basalen Zellen ein. (Siehe beistehende, schematische Abbildung Fig. No. 5.)

Kreibich und Rabl haben auch in der Haut des Menschen ähnliche Färbungen der Basalzellen beschrieben. Kreibich sagt: „Die untere Hälfte der Basalzelle färbt sich stärker mit Eosin, als die obere: nach van Gieson rötlich-gelb, während die obere Hälfte gelb erscheint. Da sich in diesem färberischen Verhalten ähnliche Affinitäten, wie sie die Cutis besitzt, ausdrücken, so kann man sich der Vermutung Rabls, dass dieses verschiedene, chemische Verhalten der beiden Zellhälften nicht ohne Bedeutung für die Verbindung der Epidermis und Cutis ist, anschliessen." Ich finde in diesen Äusserungen der genannten Autoren eine Übereinstimmung mit meinem eben geschilderten Befunde. Kreibich und Rabl scheinen sich aber mit diesen Ansichten in Widerspruch gesetzt zu haben zu dem an anderer Stelle Gesagten, wo sie gegen die Möglichkeit einer Verbindung von Bindegewebsfasern mit dem Protoplasma der Epithelzellen energisch protestieren und behaupten, dass, wo solche Bilder vorhanden wären, die dafür zu sprechen schienen, dieselben auf Schiefschnitte durch die Haut zurückzuführen seien. Demgegenüber möchte ich betonen, dass es sich bei meinen Befunden um Schnitte handelt, welche genau senkrecht die Haut getroffen haben und dass das Epithel der untersten Zellreihe an den betreffenden Stellen in seinem ganzen Bereich erhalten ist.

Die nun weiter zu besprechenden Modi der Collagenbildung in und zwischen den basalen Epidermiszellen zeichnen sich durch eine distinkte, scharfe Collagenfärbung aus. Inbezug auf Ausdehnung sowohl, als auch auf Konfiguration der Collagenbildungen können hier sehr verschiedene Bilder sich zeigen. In den geringeren Graden sehen wir schon bei genauer Betrachtung der collagenen Grenzlinie, dass an dieselbe sich vom Protoplasma und den Zelleninterstitien entspringende, kleine Unebenheiten in

Form von kleinen Spitzen und Zäckchen ansetzen. (Siehe beistehende, schematische Fig. No. 10.) Weiterhin können diese Zäckchen nun stärker entwickelt, zu richtigen Zähnchen ausgebildet sein und eine Verzahnung innerhalb und zwischen den Epithelzellen darstellen. (Siehe beistehende, schematische Fig. No. 11.) Besonders sehen wir solche stumpf endigende, in regelmässigen Abständen voneinander stehenden collagenen Zähne, welche etwa die Länge der

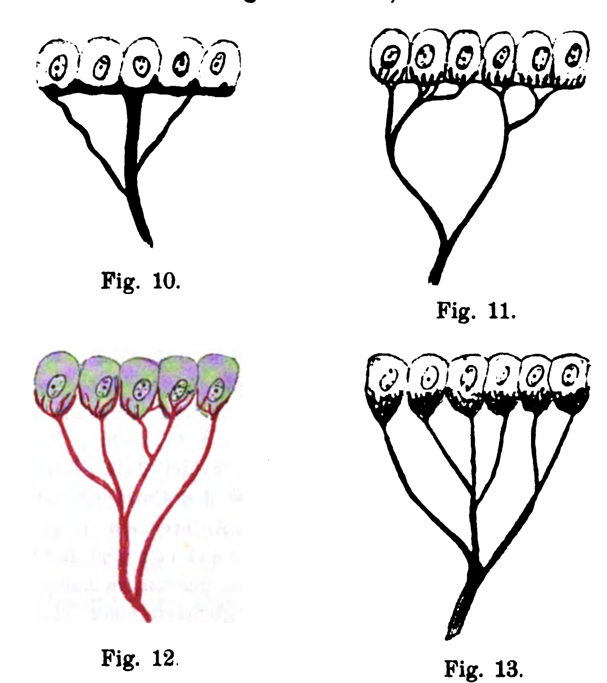


Fig. 10. Fig. 11.

Fig. 12. Fig. 13.

unteren Hälfte der Basalzelle besitzen, in der Schwanzhaut des Alligator lucius. (Siehe Abbildung No. 14 Taf. XXIV.) Es ist bemerkenswert, dass diese Zähne, sowie die nächst gelegenen Cutisfasern, welche erstere tragen, mit Collagenfarbstoffen schwerer färbbar sind, als die übrigen Bindegewebsfasern der Cutis. Gleichwie in Form von Zähnchen, können nun auch Collagenbildungen in Form feiner, büschelförmig verzweigter Fibrillen im Protoplasma der basalen Epidermiszellen auftreten, um sich weiterhin in die Bindegewebsfasern der Cutis fortzusetzen. So bei Hatteria (Abbildung No. 10 Taf. XXIII), siehe auch vorstehende, schematische Fig. No. 12. Auch hier bei Hatteria sind die terminalen intra-, inter- und subepithelialen Collagenfasern sehr schwer färbbar, noch schwerer als

beim Alligator lucius. Dies ist vielleicht der Grund, dass man sie in dieser Ausdehnung bisher nicht gesehen hat. Mir hat die Stöhr-Mallorysche Bindegewebsfärbung die besten Dienste hierbei geleistet, während alle anderen Färbungen, selbst die van Giesonsche und die Unnaschen Collagenfärbungen keine deutlichen Bilder ergaben. Bei vielen Färbungen sah man nur einen hellen Saum zwischen den Epidermiszellen und der Cutis. Dies ist auch Lwoff bei seinen Untersuchungen der Hatteria aufgefallen, von welchen er schreibt: „Die Grenze zwischen der Cutis und der Malpighischen Schicht ist nicht deutlich zu sehen, auf dem Rücken ist sie wegen des Pigmentes nicht zu bemerken, auf dem Bauch, wo es an Pigment fehlt, ist die Grenze zwischen der Epidermis und der Lederhaut nicht so deutlich, wie z. B. in der Haut des Krokodils. Auf den Schnitten ist nur zu sehen, dass es in den äussersten Schichten der Kuppel eine Menge kleiner, spaltähnlicher Zwischenräume gibt, die sehr unregelmässig geordnet sind, sodass sie eine Art spongiösen Gewebes bilden. Es sind wahrscheinlich Lymphräume oder Lymphbahnen der Cutis.“ Weiterhin bemerkt Lwoff, dass man bei Isolierung der Zylinderzellen sehen kann, dass die obere, sowie die untere Fläche der Zylinder von zahnähnlichen Fortsätzen bedeckt ist, und dass wahrscheinlich auch die Zylinderzellen Fortsätze oder Brücken der Cutis entgegensenden. — Abbildung 10 Taf. XXIII von der Rückenschuppe der Haut von Hatteria zeigt ein reiches Netz zahlreicher, feiner, büschelförmig verzweigter Bindegewebsfibrillen, welche zum Teil innerhalb der basalen Zellen in der Höhe des Kerns, zum Teil auch zwischen den basalen Zellen beginnen und unterhalb des Epithels noch netzförmig verbunden sich allmählich zu den stärkern Bindegewebsfasern der Cutis begeben. Die einzelnen Fäserchen beginnen innerhalb des Epithelgebietes, teils ziemlich spitz, teils aber auch stumpf und ziemlich scharfkantig. Die collagene Umrandung der Zellen kann dabei eine vollkommene oder eine an einzelnen Stellen unvollkommene sein, sodass dann hier der collagene Abschluss der Epidermis gegen die Cutis fehlt. Wir haben dann neben einem extensiveren Prozess der Collagenbildung innerhalb des Epithels ein noch mehr embryonales Verhalten am Epidermisrande. Schliesslich sah ich auch an einigen Stellen der Haut von Lacerta vivipara ein ausserordentlich feines, korbartiges Netz von Bindegewebsfibrillen im Protoplasma der unteren Hälfte

der basalen Epidermiszellen, welches im Zusammenhang stand mit feinen, subepithelialen Cutisfasern. (Siehe Fig. des Schemas Nr. 13.)

Nach der Besprechung des Verhaltens des collagenen Gewebes der Cutis zu den Epidermiszellen bleibt nunmehr noch übrig, über das Verhalten der Epithel- oder Protoplasmafasern zum Bindegewebe der Cutis einige Bemerkungen zu machen. Wie oben bei Besprechung der Befunde hervorgehoben wurde, ist es mir an einigen Stellen gelungen, mit aller Deutlichkeit den Zusammenhang der Epithelfasern aus Bindegewebsfasern nachzuweisen; vor allem in der Haut des Alligators, bei welchem aus den stumpfendenden Zähnchen, besonders aus zwei kleinen collagenen seitlichen Zipfeln derselben (siehe * der beistehenden Figur) die Epithelfasern hervorgingen. (Siehe auch Abb. 14, Taf. XXIV.) Sodann aber auch bei Hatteria. (Siehe Abbildung 11, Taf. XXIV). Hier konnte ich in gleicher Weise die Enden der büschelförmigen Verzweigungen der Bindegewebsfasern vielfach in die Epithelfasern auslaufen sehen, während ein anderer Teil der Epithelfasern, nämlich diejenigen, welche als sogenannte Haftfasern beschrieben sind und meist korkzieherförmig gewunden zur Cutis ziehen, als Fortsetzung feinster, noch im Cutisgewebe liegender Fibrillen des Bindegewebes sich darstellten. In der Abbildung 11, Taf. XXIV, sieht man natürlich an vielen Stellen die Epithelfasern am unteren Ende wie stumpf abgeschnitten. In diesen Fällen hat der Schnitt vermutlich die Verbindungsstelle zwischen Epithel- und Bindegewebsfaser getroffen. Auch dort, wo die Bindegewebsfibrillen durch mangelhafte Färbbarkeit der Bindegewebsbündel nicht weiter verfolgbar sind und die Epithelfasern sich den Bindewebsbündeln lockenförmig anschmiegen, glaube ich, dass die Epithelfasern sich in die nicht färbbaren Fibrillen der Bindegewebsbündel fortsetzen. Bei der Mehrzahl der anderen Tiere waren die Epithelfasern zu fein um mit Sicherheit ähnliche Verbindungen konstatieren zu können. Höchstens schien es mir, dass bei Lacerta serpa manchmal von dort vorhandenen, kleinen Unebenheiten der bindegewebigen Grenzlinie Epithelfasern abgingen.



Fig. 14.

Die von mir geschilderten Verbindungen von Epithelfasern und Bindegewebsfibrillen sind bisher nie beschrieben worden. Im

Gegenteil ist sogar die Möglichkeit eines solchen Zusammenhanges mit Entschiedenheit in Abrede gestellt worden. Von verschiedenen Untersuchern wurden wohl öfters ähnliche Dinge gesehen; es wurde aber zum Teil wohl wegen der nach den bisherigen Anschauungen für so different geltende Natur der beiden Faserarten davon Abstand genommen, eine Verbindung derselben anzunehmen. Kromayer hebt ausserdem hervor, und wohl nicht mit Unrecht, dass bei der menschlichen Haut die Strukturverhältnisse der in Betracht kommenden Gewebe zu fein seien, um mit Sicherheit eine Entscheidung zu treffen. In der Froschhaut scheint indes Kromayer Faserverbindungen zwischen Cutis und Epidermis gesehen zu haben, welche die vorstehenden Untersuchungen zu bestätigen geeignet sind. Er gibt jedoch kein entschiedenes Urteil über dieselben ab.

Ich glaube nun, dass meine Beobachtungen mir ermöglicht wurden einmal durch die günstigen Strukturverhältnisse, welche die Haut von Alligator lucius und Hatteria darboten, sodann durch die bei diesen Objekten bisher noch nicht angewandten Färbemethoden, nämlich: die Mallory-Stöhrsche Methode, die neue Unnasche Epithelfaserfärbung, die Unnaschen Collagenfärbungen mit Säurefuchsin und die von mir modifizierte Weigertsche Fibrinfärbung. Ich möchte hier noch dem Einwand begegnen, welcher gemacht werden könnte, nämlich, dass es sich bei diesen Verbindungen der Epithelfasern mit den Bindegewebsfasern nicht um eine Kontinuität, sondern um eine Kontiguität der Fasern handele. Hierauf bemerke ich, dass diese Verbindungen bei Alligator lucius und Hatteria doch zu konstant und regelmässig sind, als dass man annehmen sollte, dass zufällig die Fasern gerade an den betreffenden Stellen sich stets aneinander gelegt hätten und so nur den Eindruck erweckten, als ob sie zusammenhingen. Besonders Bilder, wie oben beim Alligator (siehe Abb. 14, Taf. XXIV, sowie schematische Textfigur 14, S. 356) beschrieben, wo aus zwei seitlichen collagenen Zipfeln der Zähnchen die Epithelfasern hervorgehen, können nach meiner Ansicht nur im Sinne eines innigen Zusammenhanges der Epithelfasern mit den Bindegewebsfasern gedeutet werden. Auch das Verständnis der Funktion der Epithelfasern als eines Apparates, welcher den Zusammenhang der Epidermis mit der Cutis vermittelt und gleichzeitig die Elastizität der Epidermis unterstützt, dürfte durch die Annahme eines kontinuierlichen

Zusammenhanges der Epithelfasern mit dem Bindegewebsnetz der Cutis gewinnen. Ich neige auch der Ansicht zu, dass auch bei den übrigen Tieren, bei welchen wegen Feinheit der Strukturverhältnisse ein kontinuierlicher Zusammenhang der Epithelfasern mit den Bindegewebsfasern der Cutis nicht konstatiert werden konnte, mit vollkommeneren Instrumenten, als den heutigen, ein solcher nachgewiesen werden könnte.

Was nun weiter die Verbindungen von Epithelfasern mit elastischen Fasern oder protoplasmatischen Ausläufern von Bindegewebszellen betrifft, so konnte ich, wie oben angeführt, nur sehr selten an wenigen Stellen der Haut des Alligators solche sehen, trotzdem die Cutis in vielen Fällen reich an elastischen Fasern war. Schütz hat bei psoriatischer Haut des Menschen zahlreiche, derartige Verbindungen gefunden und ist auch geneigt, solche für die normale, menschliche Haut anzunehmen. Leider fehlt es ja, wie auch Kromayer bemerkt, noch an einer Färbemethode, welche mit voller Sicherheit im selben Präparate elastische und Epithelfasern darstellt. Ich färbte die elastischen Fasern vorzugsweise nach der Methode von Unna-Tänzer und liess die Farblösung ungefähr 24 Stunden einwirken; ich konnte die elastischen Fasern überhaupt nur sehr selten bis dicht an das Epithel verfolgen. Es gelang mir, wie früher bemerkt, in einigen Fällen bei intensiver Hämatoxylin-Giesonfärbung, wobei die elastischen Fasern mit Hämatoxylin blau gefärbt wurden, ein feines, spinngewebartiges Netz mit ziemlich grossen Maschen bestehend aus elastischen Fasern, darzustellen und von diesem Netz aus sah ich an einigen, wenigen Stellen Fasern abgehen und sich mit den Haftfasern der Epithelzellen verbinden. In gleicher Weise konnte ich bei derselben Färbung manchmal Protoplasmaausläufer der subepithelial gelegenen Bindegewebszellen derartige Verbindungen eingehen sehen. Im übrigen waren, wie beschrieben, die grosse Zahl der Fibrillen, welche sich mit den Epithelfasern verbanden, collagen-bindegewebiger Natur. Für die collagen-bindegewebige Natur dieser Fasern war mir vor allen Dingen das morphologische Verhalten massgebend, sodann die Kontrollfärbung der Fasern nach Unna-Tänzer. Die Färbung nach der Mallory-Stöhrschen Methode fand ich nicht beweisend, da in gleichen Präparaten allerdings nicht die Lamina elastica

der inneren Gefässhaut, wohl aber die elastischen Fasern der Media und Adventitia gefärbt waren.

Schliesslich möchte ich noch auf die Epithelfasern der Epithelzellen im Sinnesorgan der Haut von Hatteria zurückkommen. Schon Osawa hat beobachtet, dass die Färbbarkeit des Protoplasmas dieser Zellen im Vergleich zu der des Protoplasmas der übrigen Zellen eine geringere ist. Ich möchte das Ausbleiben der Färbung der Epithelfasern in den Sinnesepithelien der Haut bei der von mir modifizierten Weigertschen Fibrinfärbung (siehe Abbildung 12 Taf. XXIV) als eine Vorstufe des Fehlens der Epithelfasern betrachten. Gerade wie bei gewissen Fällen von proliferierendem Carcinom, wo der Zusammenhang der Geschwulst mit der Umgebung ein geringerer wird und die Epithelfasern in den epithelialen Geschwulstzellen verschwinden, so möchte ich auch hier die Änderung der färberischen Reaktion in Zusammenhang bringen mit der stärkeren Abgrenzung dieser Epithelien von den benachbarten Epithelien der Epidermis. Vielleicht aber ist auch die spezifische Eigenschaft der Sinneszellen und ihre Verbindung mit den Sinnesnerven von ursächlicher Bedeutung für die Änderung der färberischen Reaktion.

Zum Schlusse meiner Ausführungen fasse ich das Gesagte in folgende Sätze zusammen:

1. Es existiert ein Stadium, wo die Entwicklung der Cutis bei den Embryonen der von mir untersuchten Reptilien vom Rete Malpighi ausgeht.
2. In der Haut vieler erwachsener Repitilien, besonders im lockeren Bindegewebe der Schuppen finden sich häufig embryonale oder an die embryonale Entwicklung erinnernde Verhältnisse vor.

   Als solche Verhältnisse sind aufzufassen:

   a) zellig-protoplasmatische oder gallertgewebartige Partien in der Grenzschicht zwischen Cutis und Epidermis.
   b) Eine innige Verbindung der Bindegewebfasern mit den basalen Epidermiszellen gleichzeitig mit mangelhafter Collagenbildung in den Bindegewebsfasern und mangelhafter collagener Abgrenzung der Epidermis von der Cutis.
3. Entsprechend dem Standpunkte der Genese der Cutis aus der basalen Epidermisschicht in einem gewissen Entwicklungsstadium der Haut sind auch die bei Reptilien häufig vorkommenden, mannigfach gestalteten Verzahnungen der Cutis mit der Epidermis als partielle, im Zusammenhange mit dem Bindegewebe der Cutis stehende

Collagenbildungen in dem basalen Protoplasmagebiet der Epidermiszellen aufzufassen.

4. Die Epithelfasern der Epidermiszellen stehen in innigem Zusammenhang mit subepithelial gelegenen Bindegewebfasern oder mit Collagenbildungen, welche sich im Protoplasmagebiet der basalen Epidermiszellen entwickelt haben. Nach den bei Alligator und Hatteria gewonnenen Bildern ist anzunehmen, dass dieser Zusammenhang ein kontinuierlicher ist.
5. In selteneren Fällen können bei Reptilien auch elastische Fasern, sowie Protoplasmaausläufer von Bindegewebszellen sich mit den Epithelfasern der Epidermiszellen verbinden.

Am Schlusse meiner Arbeit gestatte ich mir, Herrn Geheimrat Hertwig, sowie dessen Assistenten, Herrn Professor Krause und Herrn Dr. Poll für das Interesse, welches sie meiner Arbeit entgegengebracht haben und für die Unterstützung mit Rat und Material bei derselben meinen ergebensten Dank abzustatten.

Charlottenburg, im November 1904.

Literaturverzeichnis.

1. Batelli: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 17, 1879, p. 346.
2. Blanchard R.: Recherches sur la struct. de la peau d. Lézards. Paris 1880.
3. Cartier: Arbeiten aus dem zoolog.-zootomischen Institut zu Würzburg 1874.
4. Heider: Die Embryonal-Entwicklung von Hydrophilus. Jena 1889.
5. Kerbert: Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 13.
6. Kreibich, Karl: Zur Blasenbildung und Cutis-Epidermisverbindung. Arch. f. Dermatologie und Syphilis. 63. Bd., S. 281 ff.
7. Kölliker: Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl., 1889/96.
8. Derselbe: Entwicklungsgeschichte des Menschen, 2. Aufl. Leipzig 1879.
9. Kromayer F.: Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Arch. f. Entwicklungs-Mechanik der Organismen. Herausgeg. von W. Roux, 1898, p. 253.
10. Derselbe: Die Protoplasmafaserung der Epithelzellen. Arch. f. mikrosk. Anat., 39. Bd.
11. Derselbe: Histogenese der Hautnaevi. Metaplasie von Epithel zu Bindegewebe. Dermatol. Zeitschr., Bd. III, Heft 3, S. 271.

12. Leydig F.: Über die allgemeinen Bedeckungen der Reptilien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 9, 1873.
13. W. Lwoff: Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien, Bulletin de la Société impériale des Naturalistes de Moscou, 1884, No. 4.
14. Maurer: Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
15. Merk: Die Verbindung menschlicher Epidermiszellen unter sich und mit dem Corium. Monatsh. f. praktische Dermatologie, Bd. 38, No. 8.
16. Osawa: Beitrag zur feineren Struktur des Integumentes der Hatteria punctata. Arch. f. mikrosk. Anat., 47. Bd., S. 570.
17. Rabl: Cit. nach Kreibich.
18. Ranvier: Traité technique d'histologie 2ème édition. Paris 1889, S. 669, S. 674.
19. Retterer Ed.: Structure et évolution du tégument externe. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. XL ème Année, 1904, No. 4, Juillet-Août; No. 5, Septembre-Octobre.
20. Schuberg: Über Zellverbindungen, Verhandlungen des Naturhistor. mediz. Vereins zu Heidelberg. Neue Folge VII, 3. Heft, Febr. 1904.
21. Schulze F. E.: Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 3, 1867.
22. Schütz: Beiträge zur Pathologie der Psoriasis. Arch. f. Dermatol. und Syphilis., 1892.
23. Derselbe: Über den Nachweis eines Zusammenhanges der Epithelien mit dem darunter liegenden Bindegewebe in der Haut des Menschen. Arch. f. Dermatol. und Syphilis, 1896.
24. Thomé Rich.: Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Lymphknoten. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, 37. Bd., 1902.
25. Todaro: Sulla struttura etc. Atti R. Accad. Linei Mem. Sc. Tis., Vol. II, 1879.
26. Unna: Monatsh. f. praktische Dermatol., Bd. 34, S. 359 etc.
27. Derselbe: Anatomie der Haut in Ziemssens Handbuch der Path. und Therap., Bd. 14, 1883. Leipzig.
28. Derselbe: Eine neue Darstellung der Epithelfasern und die Membran der Stachelzellen. Monatsh. f. praktische Dermatol. 1903, Bd. 37, No. 8 und 9.

Erklärung der schematischen Abbildungen im Text.

Fig. 1. Verbindung der Epidermiszellen durch ein protoplasmatisches Netz mit den Bindegewebsfasern der Cutis. (S. 349.)

Fig. 2. Umwandlung des Protoplasmanetzes in ein fein fibrilläres Bindegewebe der Cutis bei noch teilweisem Bestehen der protoplasmatischen Verbindung zwischen Epidermis und Cutis. (S. 349.)

Fig. 3. Verbindung der Epidermiszellen mit Bindegewebsfasern. Mangelhafte Collagenisierung (embryonale Achromie) der Verbindungsstücke zwischen Epidermiszellen und Bindegewebsbündeln. (S. 349.)

Fig. 4. Wie Figur 3, nur weiter vorgeschrittene Collagenisierung der Bindegewebsbündel. (S. 349.)

Fig. 5. Die Collagenisierung geht bis an die Zellen heran. Die basale Hälfte der Epidermiszellen zeigt leicht collagene Färbung (präcollagenes Stadium). (S. 353.)

Fig. 6. Abgrenzung der Epidermiszellen durch eine arkadenförmig verlaufende collagene Randlinie. (S. 351.)

Fig. 7. Abgrenzung der Epidermiszellen durch eine lineäre Schicht unvollkommener collagenisierter Substanz (Basalmembran). Feine collagene Grenzlinie. (S. 351.)

Fig. 8. Vollständige Abgrenzung der Epidermis durch ein dichtes collagenes Grenzbündel. Die Zellen in fester Verbindung mit der Cutis. (S. 351.)

Fig. 9. Dasselbe Bild. Die Epidermiszellen von der Cutis abgehoben. (S. 351.)

Fig. 10. Collagene Grenzlinie zwischen Epidermis und Cutis mit kleinen Unebenheiten, welche teilweise im Protoplasma der Epidermiszellen, teilweise in den Interstitien derselben entspringen. (S. 354.)

Fig. 11. Bildung von collagenen Zähnchen im Protoplasma und den Interstitien der basalen Epidermiszellen. (S. 354.)

Fig. 12. Bindegewebsfibrillen, welche in Form von büschelförmigen Verzweigungen im Protoplasma der basalen Epidermiszellen entspringen. (S. 354.)

Fig. 13. Bindegewebsfibrillen, welche im Protoplasma der basalen Epidermiszellen in Form von feinen, netzförmigen Verzweigungen entspringen. (S. 354.)

Fig. 14. Collagenes Zähnchen mit oberen, seitlichen Zipfeln, von welchen die Epithelfasern entspringen. (S. 356.)

Erklärung der Figuren auf Tafel XXIII und XXIV.

Fig. 1. Durchschnitt durch eine Schuppenanlage der Vorderextremität des Embryo von Lacerta agilis. Fixierung mit Pikrin-Sublimat-Essigsäure. Färbung Hämatoxylin. Imm. Leitz $^1/_{12}$, Ok. 1.

Fig. 2. Schnitt durch die Haut der Kopfgegend von Lacerta agilis (erwachsen). Fixation Pikrin-Sublimat-Essigsäure. Färbung Hämatoxylin van Gieson, Öl-Imm. Leitz $^1/_{12}$, Ok. 1.

Fig. 3. Schnitt durch eine zarte Schuppe von Platydactylus muralis mit noch embryonalem Bindegewebe. Fixierung Pikrin-Sublimat-Essigsäure. Färbung Hämatoxylin van Gieson, Öl-Imm. Leitz $^1/_{12}$, Ok. 1.

Fig. 4. Schuppe von Platydactylus muralis, (Embryo), in welcher die Bildung fibrillären Bindegewebes im embryonalen Bindegewebe der Cutis unter vorangegangener Zellvermehrung in der Epidermis eingeleitet ist. Fixierung Pikrin-Sublimat-Essigsäure. Färbung Hämatoxylin van Gieson, Öl-Imm. Leitz $^1/_{12}$, Ok. 1.

Fig. 5. Rückenschuppe von Embryo von Lacerta vivipara mit Zellvermehrung in der Epidermis und beginnender fibrillärer Bindegewebsentwicklung in der Cutis. Fixierung Zenker, Färbung: Hämatoxylin van Gieson. Leitz Öl-Imm. $^1/_{12}$, Ok. 1.

Fig. 6. Bauchschild von Embryo von Lacerta vivipara. Zellvermehrung in der Epidermis, welche unter Bildung eines breiten protoplasmatischen Grenzsaumes die Bindegewebsentwicklung in der Cutis eingeleitet hat. Fixierung: Zenker. Färbung: Hämatoxylin, van Gieson. Leitz Öl-Imm. 1/12, Ok. 1.

Fig. 7. Haut vom Embryo von Lacerta vivipara, wie in Fig. 6, jedoch ist der Protoplasmasaum schmäler geworden und hat sich derselbe von der Cutis abgesetzt. Fixierung: Zenker. Färbung: Hämatoxylin, van Gieson. Leitz Öl-Imm. 1/12, Ok. 1.

Fig. 8. Schnitt durch die Haut von Lacerte vivipara (erwachsen). Seitliche Rumpfgegend. Grösstenteils scharfe, collagene Abgrenzung zwischen Epidermis und Cutis. Nur an einzelnen basalen Epidermiszellen findet sich eine direkte, feinfibrilläre Verbindung zwischen Protoplasma und Cutisfasern. Ersteres zeigt in der unteren Zellhälfte oft eine diffus verwaschene, collagene Färbung. Fixierung Carnoy, Färbung Hämatoxylin, van Gieson, Öl-Imm. Leitz 1/12, Ok. 1.

Fig. 9. Rückenhaut von Agama inermis. Wenig oder gar nicht gefärbte, feinste Bindegewebsfibrillen vermitteln häufig die Verbindung zwischen den oft zipfelförmig ausgezogenen Enden der basalen Epidermiszellen und der Cutis. Fixierung Sublimat. Färbung Hämatoxylin, van Gieson, Leitz Öl-Imm. 1/12, Ok. 1.

Fig. 10. Schnitt durch die Rückenschuppe von Hatteria punctata. Die Ausläufer feinsterBindegewebsfibrillen der Cutis entspringen büschelförmig zwischen und innerhalb der basalen Epidermiszellen. Fixierung: Sublimat, Färbung: Mallory-Stöhr. Leitz Öl-Imm. 1/12 Ok. 1.

Fig. 11. Schnitt durch die Rückenhaut von Hatteria punctata. Fixierung: Sublimat, Färbung: neue Epithelfaserfärbung von Unna. Bindegewebsfasern vielfach schwach gefärbt, besonders in der Nähe der Epidermis. Leitz Öl-Imm. 1/12 Ok 1.

Fig. 12. Schnitt durch ein Sinnesorgan der Rückenhaut von Hatteria punctata. Epithelfasern der Sinnesepithelzellen ungefärbt, während die der angrenzenden Epithelzellen gut gefärbt sind. Fixierung: Sublimat, Färbung: Alaun-Carmin. Weigertsche Fibrinfärbung mit Einschaltung von 10prozentiger Tanninlösung. Leitz Öl-Imm. 1/12 Ok. 1.

Fig. 13. Schnitt durch die Rückenhaut von Alligator lucius. Epithelfasern gut, Bindegewebe der Cutis-Epidermisgrenze kaum gefärbt. Fixierung: Zenker, Färbung: Hämatoxylin (24 Std.). Leitz Öl-Imm. 1/12, Ok. 1.

Fig. 14. Schnitt durch die Haut des Schwanzes von Alligator lucius. Collagene Zähnchen, von welchen die Epithelfasern ausgehen. Fixierung Zenker, Färbung: Unnasche Collagenfärbung mit Säurefuchsin-Orange. Zeiss-Apochromat 2 mm, 1,30 N. A. p., Ok. 12, Vergrösserung 1500.

Aus dem Institut der vergleichenden Anatomie der Universität Moskau.

Studien über die Gestalt der Zelle.

I. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden, als Einleitung in das Problem der Zellengestalt.

Von
N. K. Koltzoff.

Hierzu Tafel XXV — XXIX und 37 Textfiguren.

Vorwort.

Die Spermien der Krebstiere und im besonderen die der Decapoden zogen schon seit langem die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich, da sie sich sowohl in der Form von den sonst im Tierreich beobachteten Spermien scharf unterscheiden, als auch dadurch, dass ihnen das so charakteristische Fortbewegungsorgan der Spermien — die Geissel — fehlt, weshalb auch die Benennung „Spermatozoiden" bei ihnen völlig unanwendbar ist. Kein Wunder daher, dass die Literatur über die Spermien der Decapoden eine überaus umfangreiche ist, darunter sind einige ausführliche Monographien, welche den Stoff, wenigstens was die Zahl der angeführten Arten anbetrifft, sehr eingehend behandeln.

Man könnte geneigt sein zu glauben, dass eine solch reichhaltige Literatur den in Frage kommenden Stoff völlig erschöpfe und dass dem heutigen Forscher kaum die Möglichkeit gegeben sei, hier etwas Neues zu finden. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Trotz der Menge diesbezüglicher Arbeiten kann man behaupten, dass das Studium der Decapodenspermien sich noch im beschreibenden Anfangsstadium befinde. Es haben zwar Tatsachen, die den Bau und die Entwicklung der Spermien verschiedener Arten betreffen, sich angehäuft, doch ist der Leser nicht immer imstande, sich in einer solchen Menge Rohmaterials zurechtzufinden und das Wichtige vom weniger Wichtigen zu scheiden: dazu fehlt es an einem leitenden Prinzip. Das einzige Bestreben, von dem die Forscher geleitet wurden, war das, die Spermien aller Decapoden auf einen Grundtypus zurückzuführen. Doch auch diese eine Verallgemeinerung konnte bis heute noch nicht

völlig durchgeführt werden, da bis jetzt noch keine solchen Züge im Bau der Spermien entdeckt wurden, welche als feste Grundlage bei Feststellung der Homologie hätten dienen können. Bei Durchsicht der Literatur kann man sich davon überzeugen, dass bis jetzt selbst scheinbar so elementare, vergleichend-morphologische Fragen ungelöst blieben, wie z. B. ob die Kernsubstanz in den Spermien der verschiedenen Decapodenarten gleich angeordnet sei und ob man die für diese Spermien so charakteristischen unbeweglichen Fortsätze als einander homolog anerkennen könne.

Eine andere Frage, die sich natürlich als erste einem jeden Zoologen bei Betrachtung der merkwürdigen Formen der Krebsspermien aufdrängt, die Frage, in welchem Verhältnis dieselben zu dem gewöhnlichen Spermientypus stehen, wurde von den meisten Forschern kaum berührt und konnte natürlich in ihren Beschreibungen nicht als leitendes Prinzip dienen. Selbst eine so elementare Frage wie die, welcher Teil des Decapodenspermiums dem vorderen Teil, d. h. dem Acrosoma des gewöhnlichen Spermientypus entspricht und welcher dem hinteren, dem Schwanz, kann noch nicht für aufgeklärt gelten.

Dem dritten allgemeinen Prinzip endlich, dem physiologischen, wurde ebenfalls in den Untersuchungen nicht genügend Rechnung getragen, sodass der Leser nach dem Studium der Literatur die Frage, ob die Decapodenspermien denn wirklich völlig unbeweglich seien, noch als völlig unaufgeklärt dahingestellt sein lassen muss. Davon aber, wie hier der Befruchtungsprozess vor sich geht und welche Bedeutung die einzelnen Teile und Fortsätze der Spermien haben, kann sich der Leser schlechterdings kein Bild machen.

In Anbetracht aller eben erwähnten Umstände war ich mir bei Beginn meiner Arbeit völlig darüber klar, dass ein weites Feld für meine Untersuchungen vor mir läge. Doch war ich keineswegs auch darüber im Zweifel, dass ich mich meiner Aufgabe nur in dem Falle mit Erfolg erledigen könne, wenn ich im voraus nur auf die allgemeinen Fragen mein Augenmerk richte, welche den Grundgedanken meiner Arbeit bilden sollten, und mir vornehme, mich der Beschreibung aller derjenigen Fakten zu enthalten, welche in keiner direkten Beziehung zu den gestellten Fragen stünden.

Anfangs hatte ich die bereits erwähnten drei Leitfragen ins Auge gefasst; es gesellte sich ihnen jedoch später noch eine vierte zu: die mechanische Erklärung der äusseren Form der Spermien. Von allen freilebenden Zellen unterscheiden sich diese Spermien durch ihre besonders mannigfaltige und wunderliche Form, und da sich diese Zellen ausserdem noch durch verhältnismässig grosse Dimensionen auszeichnen und ihre Fortsätze, dank ihrer Grösse, für Untersuchungen besser geeignet sind, als beispielsweise die Geisseln der gewöhnlichen Spermatozoen, so dünkte es mich natürlich, gerade an diesem Objekt den Versuch machen zu müssen, zur Erklärung der Tatsache, dass die äussere Form der Zellen, trotz des von den meisten modernen Histologen anerkannten flüssigen Aggregatzustandes des Protoplasmas, beständig ist.

Selbstverständlich konnte ich nicht glauben, es genüge, die erwähnten Fragen zu stellen, um sie zu lösen. Es konnte mir nicht unbekannt bleiben, dass auch meine Vorgänger sich dieselben Fragen gestellt hatten und dass dieselben, wenn sie nicht als Grundlage zur Systematisierung der ihnen bekannten Tatsachen gedient hatten und ungelöst blieben, bei den damaligen ungenügenden Untersuchungsmethoden auch nicht hatten gelöst werden können. Wenn auch seit Erscheinen der letzten umfangreichen Monographie Sabatiers (1893) kaum zehn Jahre verflossen sind, so hat sich eben in diesem Zeitraum die histologische Methodik wesentlich vervollkommnet. In erster Linie wurden die Färbungsmethoden der Zentralkörper festgestellt, dieser Zellorgane, welche immer mehr und mehr die Aufmerksamkeit des Histologen auf sich ziehen und deren Studium neuerdings den Ausgangspunkt aller Untersuchungen über Spermien und Spermiogenese bildet. Zweitens gelangte in dieser Zeit eine junge Wissenschaft — die physikalische Chemie — besonders zur Entwicklung, deren einzelne Teile, im besondern die Lehre vom osmotischen Druck, eine ausserordentlich wichtige Bedeutung für die Biologen erlangten. Speziell in Anwendung auf die histologische Methodik gibt erst die Kenntnis der Lehre vom osmotischen Druck dem Histologen die Möglichkeit, die Zelle des tierischen Organismus unverändert oder fast unverändert zu studieren.

So erschien denn meine Aufgabe im wesentlichen vereinfacht: nachdem ich die zu berührenden allgemeinen Fragen ins Auge

gefasst hatte, an ihre Lösung mit neuen fertigen oder zum wenigsten schon angebahnten Methoden heranzutreten.

Bei einer solchen Behandlung des Stoffes wurde meine Arbeit dadurch noch mehr erleichtert, dass ich nicht genötigt war, eine besondere Fülle von Untersuchungsobjekten anzustreben, ebenso, wie ein vollständiges Bild der Spermiogenese bei möglichst vielen Formen zu geben. Viele Formen, wie z. B. unseren Flusskrebs (Astacus fluviatilis), die Caridae erwähne ich in meiner Arbeit fast gar nicht. Für meine Zwecke wäre das Studium von 2 bis 3 Arten völlig ausreichend gewesen, und wenn ich eine bedeutend grössere Anzahl derselben berühre, wenn ich Schnitte des Testikels und lebende Spermien aller Decapoden, welche ich auf den zoologischen Stationen in Villafranca und Neapel erlangen konnte, durchgesehen habe, so erklärt sich dieses durch den Umstand, dass die einen Spermien in einer, die anderen in anderer Beziehung sich für meine Studien besonders geeignet erwiesen haben. Und wenn es mir auch gelungen ist, einige interessante Tatsachen festzustellen, die frühe Stadien der Spermiogenese gewisser Decapodenarten betreffen, so erwähne ich sie doch nicht, da ich der Ansicht bin, dass die Beschreibung von Fakten, die auf die oben erwähnten allgemeinen Fragen keinen direkten Bezug haben, nur ihre Verdunkelung herbeiführen können. So erwähne ich nicht an dieser Stelle solche im höchsten Grade bemerkenswerte Gruppen von Erscheinungen, wie die Entwicklung der Spermatogonien, die zweifache Teilung der Spermatocyten, ebensowenig berühre ich das gegenseitige Verhalten der Geschlechts- und Follikelzellen zueinander, nicht die Frage über die Ernährung der Geschlechts-Zellen, nicht die über Entstehung der Mitochondrien[1]) usw. Trotz des grossen Interesses, welches eine jede dieser Fragen an und für sich bietet, haben sie doch keinerlei Beziehung zu meinem Thema und stehen mit demselben nur in gewissermassen künstlicher, durch das gemeinsame Objekt bedingter Verbindung.

Es versteht sich von selbst, dass ich beim Schreiben meiner Arbeit mich nicht genötigt sah, an dem gewöhnlichen Plan meiner Vorgänger festzuhalten und im einzelnen die Spermien und die Spermiogenese der verschiedenen Arten zu beschreiben. So habe

[1]) Koltzoff, 1903. Sur la reorganisation des corpuscules centre.



ich denn meine Arbeit so angeordnet, wie dieses durch die oben erwähnten allgemeinen Fragen bedingt wird. Auf diese Weise zerfällt meine Arbeit in drei Kapitel. Im ersten vergleichend-morphologischen Kapitel führe ich die Homologie der einzelnen Teile der Spermien verschiedener Decapoden durch und bestrebe mich, diese Spermien auf den gewöhnlichen Spermientypus zurückzuführen. Das zweite biophysikalische Kapitel handelt von der mechanischen Erklärung der äusseren Form der Decapodenspermien und im dritten physiologischen behandle ich ihre Bewegungen und ihre Anteilnahme am Befruchtungsprozess. Diese drei Kapitel unterscheiden sich noch durch die angewandten Untersuchungsmethoden voneinander. Zur Lösung der ersten Frage erwies es sich als nötig, gefärbte Schnitte konservierter Testikel zu studieren. Zur Veranschaulichung ausschliesslich dieses Kapitels dienen die Zeichnungen der beiden ersten Tafeln. Für das Studium des im zweiten Kapitel behandelten Stoffes erwies sich das konservierte Material als völlig ungeeignet und nur die an lebenden Spermien angestellten Beobachtungen und Experimente, die Untersuchung der Wirkung des osmotischen Druckes und der mazerirende Einfluss verschiedener chemischer Reagentien konnte mich der Lösung der gestellten Frage näher bringen. Zur Lösung endlich der im dritten Kapitel berührten Frage mussten, ausser Anstellung ähnlicher Experimente, noch Beobachtungen über das Verhalten der Spermien in Gegenwart von Eiern angestellt werden.

Endlich werde ich mir im vierten, dem Schlusskapitel erlauben, die engen Grenzen meiner direkten Aufgabe zu überschreiten und einigen allgemeinen Gedanken über die Zellorganisation Ausdruck zu verleihen. Hauptsächlich dient dieses Kapitel als „Einleitung in das Problem der Zellengestalt“ und erklärt neben dem zweiten biophysikalischen Kapitel den Haupttitel der Arbeit: „Studien über die Gestalt der Zelle.“ Als zweiten Teil dieser Studien beabsichtige ich, bald Untersuchungen über die Gestalt der flagellatenförmigen Spermien zu veröffentlichen.

Die im Folgenden behandelten Untersuchungen wurden von mir in den Jahren 1903/4 auf den zoologischen Stationen in Villefranche-sur-Mer und Neapel vorgenommen, die Arbeit wurde teils im Auslande, teils in Moskau, im Institut für vergleichende Anatomie der Universität, geschrieben. Ich schliesse diese Vor-

rede mit dem Ausdrucke meines herzlichen Dankes an die Direktionen der beiden genannten zoologischen Stationen und den Direktor des Moskauer Instituts für vergleichende Anatomie, Professor Dr. M. A. Menzbier, für ihr ständiges liebenswürdiges Entgegenkommen.

Kapitel I.

Vergleichend-morphologisches.

1. Einleitende Bemerkungen.

Da die Aufgabe dieses Kapitels in der Durchführung einer Parallele zwischen den Spermien der Decapoden und dem gewöhnlichen Spermientypus besteht, so wäre unsere nächste Aufgabe die Feststellung dieses letzteren. Es ist notwendig festzustellen, welche Organe bei allen flagellatenförmigen Spermatozoen vertreten sind und welche charakteristische Merkmale bestimmter Abteilungen derselben bilden. Dann bleibt uns nur das Auffinden der betreffenden homologen Organe bei den Decapodenspermien übrig, und unsere Aufgabe wäre gelöst.

Trotz der ausserordentlichen Ähnlichkeit aller flagellatenförmigen Spermatozoen ist es erst in der letzten Zeit gelungen, einen Grundtypus derselben festzustellen, und solche Organe bei ihnen zu entdecken, die zur Durchführung der Homologie hätten dienen können. Zwei Wege führten zu diesem Ziele. Früher hielt man es für möglich, dasselbe durch detailiertes Studium des Baues der reifen Spermien, mit feinen histologischen Methoden zu erreichen; die erwünschten Resultate dieser Art der Untersuchung blieben jedoch aus. Erst als ein neuer Weg durch die Erforschung der Spermiohistogenese gebahnt war, als man anfing das Schicksal der einzelnen Organe der Spermatide: des Kernes, der Centralkörper, der Centrotheke (Idiozom) und der Mitochondrien bei Entstehung der Spermien aus der Spermatide zu verfolgen, erst da war die Möglichkeit, einzelne Teile verschiedener Spermien zu homologisieren, gegeben.

In Fig. 1, welche von mir mit einigen Anpassungen aus Waldeyers Schrift in O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere entlehnt ist (W. Waldeyer, 1901. Fig. 6, p. 100), haben wir es mit dem Spermatozoentypus zu tun, wie er sich uns nach der ersten Methode darbietet. In einem jeden Spermium lässt sich ohne Mühe der Kopf und der Schwanz unter-

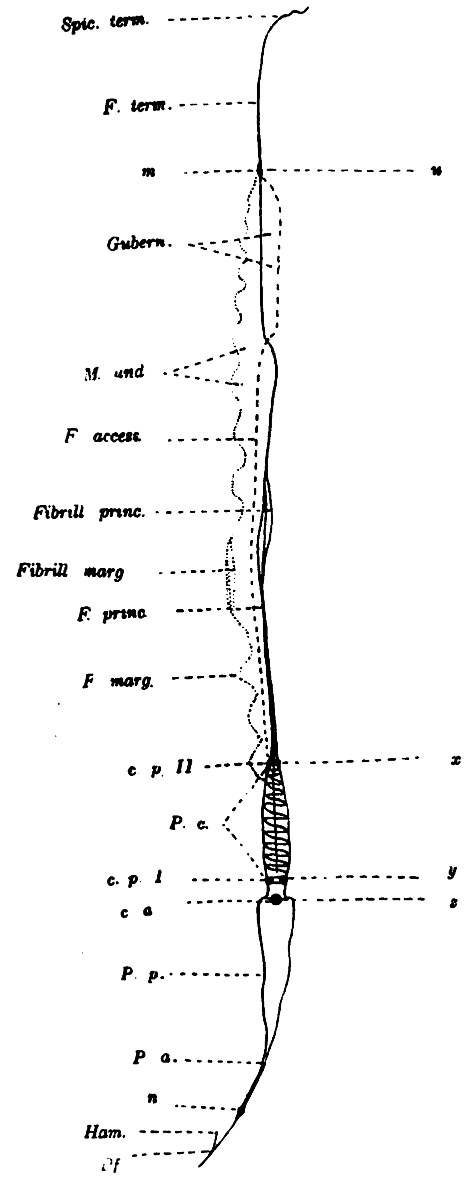


Fig. 1. Schema eines Spermiums nach Waldeyer.
z = Hintere Grenze des Kopfes.
y = „ „ „ Halses
x = „ „ „ Verbindungsstückes und
u — „ „ „ Hauptstücks d. Schwanzes.
Andere Bezeichnungen siehe im Text.

scheiden; der Kopf, der sich zum grössten Teil aus der Kernsubstanz bildet, lässt sich selbst in dem Falle durch Färbung mit Kernfarben leicht differenzieren, wenn derselbe am lebenden Spermium schwer unterscheidbar ist; der Schwanz seinerseits ist eine Geissel und hat die Bedeutung eines Fortbewegungsorgans. Doch stossen wir schon bei weitergehender Einteilung der Spermien auf einige Schwierigkeiten. So lässt sich nicht der ganze Kopf (cp = caput) mit Kernfarben färben: sein teils in einen langen, dünnen, öfters mit Widerhaken (Ham.) und Anschwellungen (n) versehenen Stachel oder in einen scharfen, schneidenden Rand differenziertes Vorderende färbt sich völlig anders und trägt den Namen eines Perforatoriums (Pf.); es hat wahrscheinlich die Bestimmung die Eihülle während des Befruchtungsprozesses zu durchdringen. Ausserdem hebt die Färbung

auch im anderen Teile des Kopfes öfters verschiedene, durch mehr oder weniger modifiziertes Chromatin ausgezeichnete Abschnitte hervor (P. a. und P. p. = Pars anterior et Pars posterior).

In vielen Fällen gelingt es nicht, das Ende des Perforatoriums und den Anfang des eigentlichen Kopfes klar festzustellen (vergl. z. B. Amphibien, viele Vögel, Säugetiere etc.) Auf besonders grosse Schwierigkeiten stossen wir in reifen Spermien bei Verfolgung der Homologie der zwischen Kopf und eigentlichem Schwanz gelegenen Teile. Hier wurde schon früher das Vorhandensein verschiedener Zwischenstücke, wie Hals und Mittel- oder Verbindungsstück, konstatiert. Waldeyer, dessen von uns angeführtes Schema, wie wir uns weiter unten überzeugen werden, eine tiefere Bedeutung hat, konstatiert zwischen Kopf und Schwanz noch einen Hals (cl = collum) und teilt den Schwanz (cd = cauda) nach Retzius in Verbindungsstück (P. c. = Pars conjunctionis), Haupt- (P. pr. = Pars propria) und Endstück (P. t. = Pars terminalis) ein. Von diesen Bestandteilen ist der Hals nur in seltenen Fällen (einige Urodela, Säugetiere) durch eine besondere Einkerbung vom Schwanz scharf geschieden; doch hat diese Grenze in einigen Fällen eine wichtige physiologische Bedeutung: an dieser Stelle löst sich der Schwanz los, wenn während des Befruchtungsprozesses der Kopf mit dem Halse in das Ei eingedrungen ist. In manchen Fällen bemerkt man im Hals ein besonderes, als „Endknöpfchen“ bekanntes Körnchen. Als äusseres Merkmal des unmittelbar nach dem Halse folgenden Verbindungsstückes des Schwanzes (P. c.) kann man nur einen dasselbe umgebenden, doch nicht immer zu unterscheidenden Spiralfaden ansehen. Doch abgesehen davon, dass dieser Faden nicht immer bemerkbar ist, lässt sich sein Vorhandensein zuweilen am Halse, ja sogar am Kern erkennen (bei Selachiern nach Retzius, 1902 und bei Passeres), ebenso wie am Hauptabschnitt des Schwanzes (bei der Ratte nach Jensen, den Chiroptera nach Ballowitz, den Passeres etc.)

Im Hauptabschnitt des Schwanzes kann man eine Reihe komplizierter Strukturen feststellen: den oben bereits erwähnten und nur in seltenen Fällen entwickelten Spiralfaden, den stets vorhandenen und längs dem ganzen Schwanze laufenden Axenfaden (F. princ. = Filum principale), den vorderen oder Rand-

faden (F. marg. = Filum marginale) und endlich den Nebenfaden. Zwischen den Fäden sind zarte Membranen ausgespannt, welche ebenfalls mit verschiedenen Namen bezeichnet werden (M. undul. = Membrana undulatoria, M. int. = Membrana intermedia und gubernaculum). Mehrere dieser Fäden besitzen überdies selbst noch eine komplizierte Struktur und lösen sich bei der Mazeration in feine Fibrillen auf. Das Schema gibt den Zerfall des Rand- und Hauptfadens wieder (Fibrill. marg. et Fibrill. princip.) Oft bildet der Querschnitt der Fäden eine gewisse komplizierte Figur, z. B. eine halbmondförmige. Als charakteristische Unterscheidungsmerkmale der einzelnen Schwanzfäden wird ihre Fähigkeit oder Unfähigkeit in Fibrillen zu zerfallen, hervorgehoben. Weiter werden die einen Fäden als gewissermassen „aktiv", die anderen als „passiv" sich bewegend bezeichnet.[1]) Von all diesen Fäden setzt sich nur der Endfaden (F. term.), welcher augenscheinlich dem Axenfaden des Hauptabschnittes entspricht, in das Endstück fort.

Wenn wir bei näherer Betrachtung des oben besprochenen Schemas dasselbe auch im einen oder anderen konkreten Falle zur Anwendung zu bringen suchen, so überzeugen wir uns bald von der Unausführbarkeit dieses Vorhabens. Beim Lesen der Arbeiten von Ballowitz und Retzius, welche sich in letzter Zeit besonders viel mit der Struktur der reifen Spermien der Wirbeltiere und Wirbellosen, und zwar mit Zuhilfenahme ausserordentlich feiner histologischer Methoden, befasst haben, kommen wir zu dem Schluss, dass die von ihnen beschriebenen, an und für sich grosses Interesse fordernden Fakten einer allgemeinen, sie zu einem Ganzen verbindenden Idee entbehren. Wir können uns ferner davon überzeugen, dass nur das physiologische oder biophysikalische Prinzip, keinesfalls aber das vergleichend-morphologische dieses erzielen können (vergl. das Schlusskapitel der vorliegenden Arbeit und den zweiten Teil dieser Studien). Alle diese Fäden, Fibrillen, Membranen und Spitzen haben natürlich eine wichtige physiologische Bedeutung, aber wenn wir dieselben als Ausgangspunkt bei Vergleichung der verschiedenen Spermien untereinander annehmen, so kommen wir leicht in Versuchung in denselben

[1]) Vergleiche meine Schrift im Biolog. Centralblatt fürs Jahr 1903, p. 692—693; desgleichen weiter unten im vierten Kapitel der vorliegenden Arbeit.

Fehler, wie die alten vergleichenden Anatomen, zu verfallen, welche analoge Organe als homolog bezeichneten.

Die völlige Unanwendbarkeit dieser Methode zur Feststellung der Homologien zeigt sich deutlich beim Studium der Urodela-Spermien. Derjenige Teil, welcher lange Zeit als Verbindungsstück des Schwanzes bezeichnet wurde, erwies sich nach Erforschung der Spermiohistogenese als der Hals, wogegen das eigentliche Verbindungsstück hier den grössten Teil des Schwanzes bildet und früher als Hauptstück beschrieben wurde. Beim Durchsehen der bereits erwähnten Schrift Waldeyers, welche man als ersten Versuch zur wissenschaftlichen Bearbeitung der vergleichenden Morphologie der Wirbeltierspermien bezeichnen kann, stossen wir fast auf jeder Seite auf die Bemerkung, dass man die Einteilung in Abschnitte vor Erforschung der Spermiohistogenese unmöglich feststellen könne. Wenn sich dieser Aufgabe schon beim Studium des gewöhnlichen Spermientypus grosse Schwierigkeiten entgegenstellen, so wird dieselbe noch bedeutend erschwert, wenn wir zu so abweichenden Formen, wie die Spermien der Decapoden, übergehen (Fig. 2 stellt das Spermium von Galathea strigosa nach F. Hermann, 1890, dar).

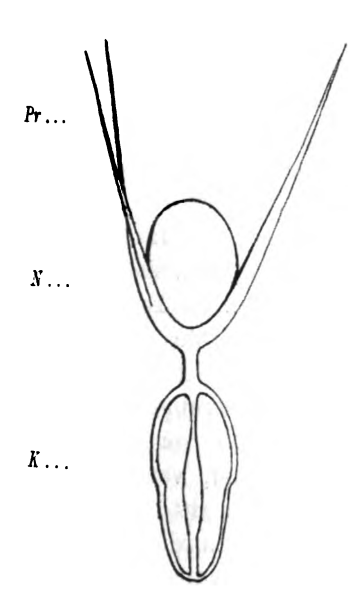


Fig. 2. Spermium von Galathea strigosa nach Hermann.

Dank der Bewegungslosigkeit dieser Spermien lässt sich nach der Fortbewegungsrichtung nicht das vordere vom hinteren Ende unterscheiden. Der Befruchtungsprozess ist unbekannt und daher lässt sich die Orientierung nur nach der äusseren Form erraten. Die meisten Forscher, als letzter A. Labbé (1903), dessen zwei Notizen gleichzeitig mit meinen vorläufigen Mitteilungen erschienen, orientieren die Decapodenspermien so, wie dieses aus Fig. 2 ersichtlich, d. h. sie halten dieselben für völlig schwanzlos und nur mit einem ausserordentlich entwickelten Perforatorium

versehen. Auf letzteren Gedanken bringt sie die Spitze der bei einer solchen Orientierung vor dem Kern (N) zu liegen kommenden Kapsel (K.) und die zwischen Kapsel und Kern vom Halse „nach rückwärts“ abgehenden straffen Fortsätze (Pr.), welche man vielleicht als dem Widerhaken homologe Gebilde ansehen könnte (Ham. Fig. 1). Selbstverständlich kann eine solche Deutung in keiner Weise eine wissenschaftlich vergleichend-morphologische genannt werden.

So wären wir denn einfach gezwungen von der Lösung unserer Aufgabe abzustehen, wenn uns nicht heutzutage ganz andere Methoden zur Feststellung der vergleichend-morphologischen Homologie zur Verfügung ständen. Diese Methode — die spermiohistogenetische — wurde besonders von F. Meves bearbeitet, welcher als erster auf die Rolle, welche neben dem Kern die beiden Centralkörper im Bau der Spermien spielen, hinwies.[1])

In allen bekannten Fällen entwickeln sich die Spermien aus der kugelförmigen Spermatidenzelle, welche neben dem Kern noch zwei Centralkörper, die ihrerseits noch von einem besonderen Körper, der Centrotheke oder dem Idiozom umgeben sind, aufweist.

Auf Fig. 3a—m bringe ich nach Meves die Entwicklungsgeschichte der Spermien von Salamandra maculosa schematisch zur Darstellung (Meves, 1897, Arch. f. mikr. Anat.). Fig. 3a stellt eine junge Spermatide in Form einer kugeligen, mit Kern (n) und zwei Centralkörpern (c), die ihrerseits von der Centrotheke (oder dem Idiozom) (Cth.) umgeben sind, versehene Zelle dar. Die Entwicklung beginnt mit dem Austritt der Centralkörper aus der Centrotheke und mit ihrer Anordnung in einer Linie senkrecht der Oberfläche. In diesem Stadium beginnt die Achse des künftigen Spermium, und sein vorderes und hinteres Ende sich anzudeuten: der eine, der Oberfläche der Spermatide anliegende Centralkörper nimmt eine distale, der andere eine proximale Stellung ein. Der distale Centralkörper sendet einen

[1]) Zwischen Meves und Boveri entstand ein die Bezeichnungen „Centralkörper“ und „Centrosomen“ betreffender Streit (vergl. Meves, 1902, Archiv für mikroskop. Anatomie, p. 42 — 54, ebenso die Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Halle, 1902. Ohne auf die sachliche Seite der Frage hier näher einzugehen, werde ich in der vorliegenden Arbeit mich in der Terminologie völlig an Meves, als Bearbeiter der Lehre von der Spermiohistogenese, anlehnen.

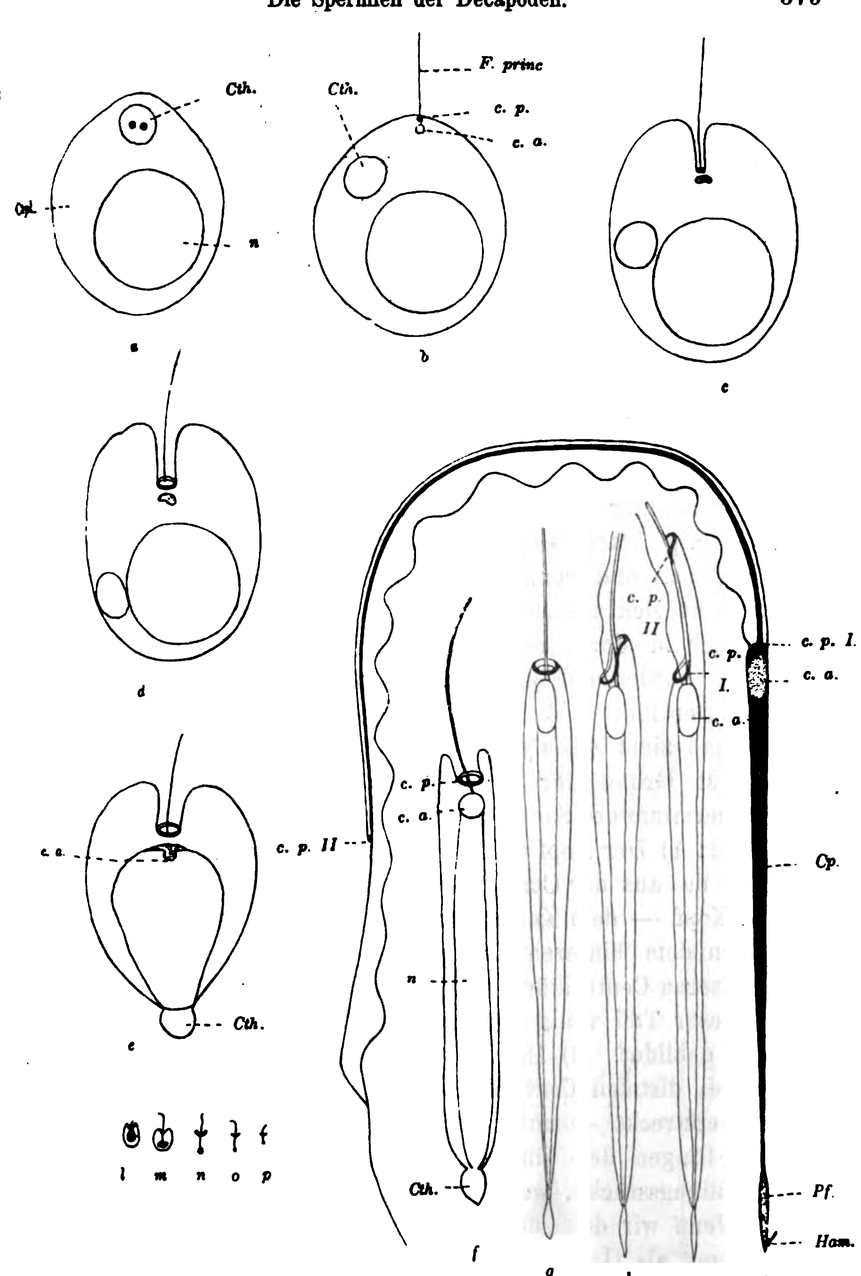


Fig. 3. Spermiohistogenese von Salamandra maculata nach Meves (Kombiniert teilweise nach Waldeyer).

feinen Faden, welcher später den Axenfaden des Schwanzes bildet, nach aussen aus (Fig. 3 b, F. princ.) Die Centrotheke nimmt, nachdem sie einen Bogen um den Kern beschrieben hat (Fig. 3 d, Cth.), den Platz am proximalen Ende der Achse vor dem Kern ein; aus ihr entwickelt sich allmählich das Perforatorium (Pf.) mit dem Widerhaken (Ham.) Der Kern dehnt sich in die Länge und bildet den Hauptteil des Kopfes (Fig. 3 e—i, Cp.) Bei Entwicklung des Halses und des Schwanzes übernehmen die der Centralkörper mit dem in Verbindung mit ihnen entstandenen Axenfaden die Hauptrolle und bezeichnen somit die Grenze der Schwanzteile.

Der proximale Centralkörper (c. a) nähert sich, nachdem er einige Veränderungen erlitten, dem Hinterende es Kernes und nimmt hier bedeutend an Grösse zu. Der distale Centralkörper (c. p.) flacht sich anfangs bis zu scheibenförmiger Gestalt ab (Fig. 3 c.) und verwandelt sich später in einen Ring; dieser Ring zieht sich allmählich nach rückwärts der Länge nach aus, dreht sich in Form einer Acht zusammen und zerfällt hierauf in einen vorderen (Fig. 3 h, c. p. I) und einen hinteren (c. p. II) Ring. Der hintere Ring gleitet längs des Schwanzes nach rückwärts und zieht das Cytoplasma nach sich (Ctpl.)

Auf Grund der Entwicklungsgeschichte können wir das reife Spermium des Salamanders in genau bestimmbare Abschnitte einteilen: 1) Der Kopf des Spermiums setzt sich aus dem Perforatorium, das aus der Centrotheke entstanden ist, und dem eigentlichen Kopf — dem Kern — zusammen. 2) Der Hals bildet den zwischen dem hinteren Ende des Kopfes und dem Vorderringe des hinteren Centralkörpers eingelagerten Teil; beim Salamander wird dieser Teil völlig von dem sehr stark entwickelten Centralkörper gebildet. 3) Im Schwanz — welcher sich vom Vorderende des distalen Centralkörpers bis zum Hinterende des Spermiums erstreckt — unterscheidet Waldeyer den zwischen den beiden Ringen des hinteren Centralkörpers gelegenen Teil als „Verbindungsstück", weiter das Hauptstück und das Endstück.

Wenn wir den soeben beschriebenen Bau des Salamanderspermiums als Grundtypus annehmen, gewinnen wir eine feste Grundlage zur Durchführung der Homologien beim Studium anderer Spermien. Analysieren wir zur Veranschaulichung einige Abweichungen. Auf Fig. 4 a—k ist die Spermiohistogenese des

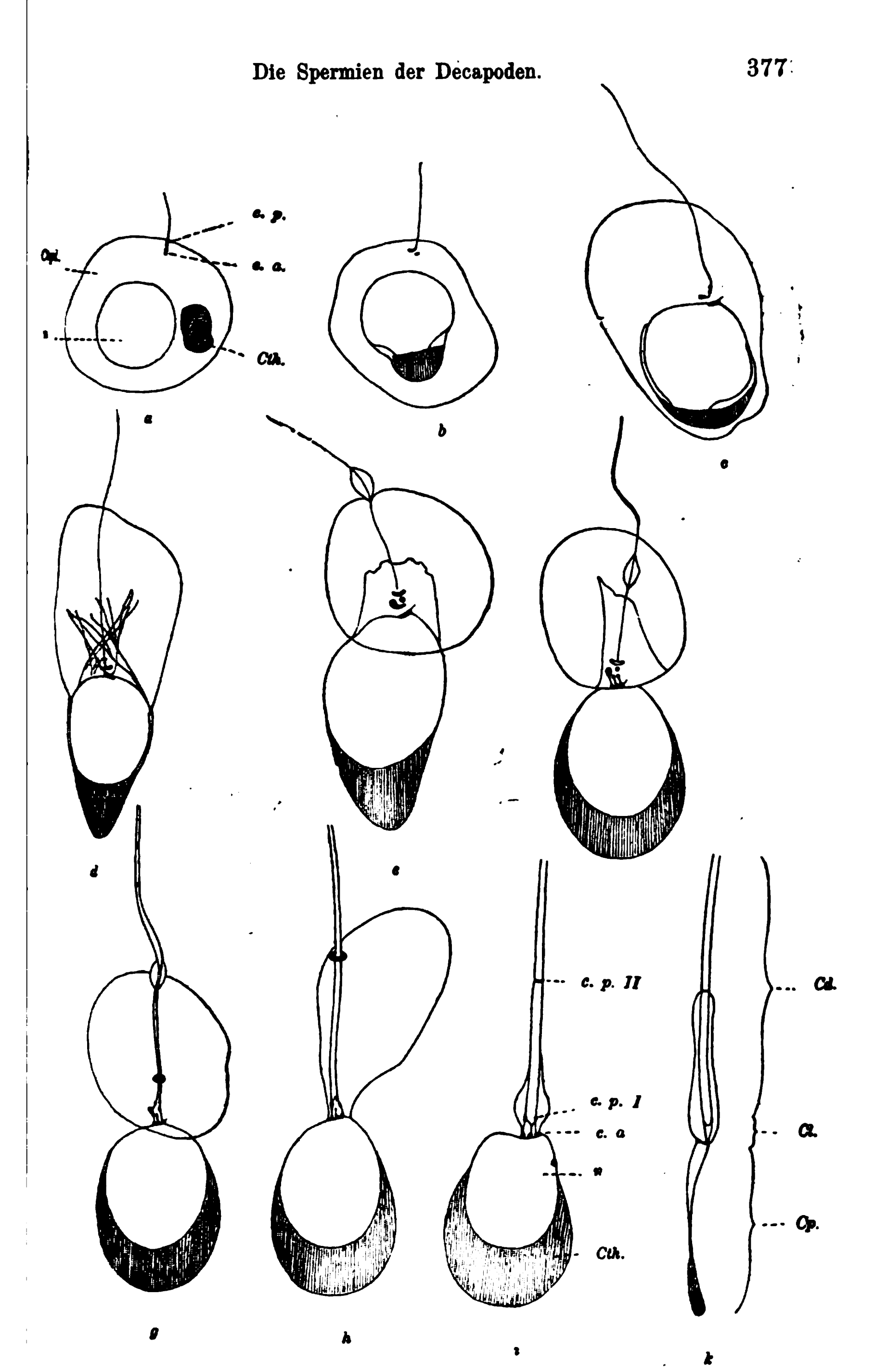


Fig. 4. Spermiohistogenese von Cavia cobaya nach Meves.
Fig. i und k Flächen- und Seitenansicht des reifen Spermiums.

Meerschweinchens nach Meves (1899, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54) dargestellt. Das Ausgangsstadium ist dasselbe, wie beim Salamander. Die Centrotheke verlässt die Centralkörper, begibt sich an das gegenüberliegende (vordere) Ende des Kernes und nimmt an der Bildung des Perforatoriums den Hauptanteil. Die Centralkörper machen komplizierte Umwandlungen durch und in diesem Falle zerfällt nicht nur die distale, sondern auch der proximale Centralkörper in mehrere Teile. Der ganze Verlauf dieses Prozesses ist klar aus Fig. 4 ersichtlich und benötigt daher keiner ausführlichen Beschreibung. Der proximale Centralkörper des Salamanders und vordere Ring des distalen sind im erwachsenen Spermium des Meerschweinchens durch eine Reihe, in bestimmtem Verhältnis zu einander stehende Körnchen von streng bestimmter Form und Grösse, dargestellt. Der hintere Ring des distalen Centralkörpers wahrt auch hier seine Form. Das gegenseitige Verhältnis der einzelnen Abschnitte zu einander — des Kopfes (Cp.), des Halses (Cl.) und des Schwanzes (Cd.) mit einem Verbindungsstück (P. c.) — ist beim Meerschweinchen dasselbe, wie beim Salamander. Etwas eigentümlich ist die Bildung einer die Centralkörper umgehenden Manchette, welche auf Fig. 4 d—f dargestellt ist. Vor der Reife des Spermiums löst sich das überflüssige Cytoplasma ab (vergl. Fig. 4 i mit Fig. 4 h).

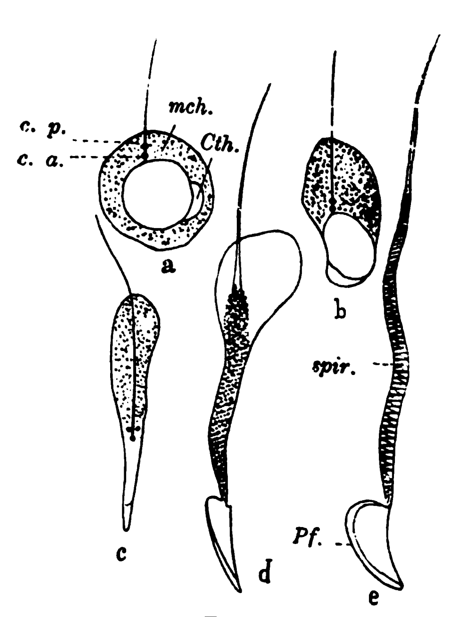


Fig. 5.
Spermiohistogenese der Maus nach Benda.

Ein grosses Interesse bietet das Schicksal der „Mitochondrien“ in der Spermiohistogenese, d. h. derjenigen eigenartigen Strukturen, welche bald in Form von Körnern, bald in Form von Fäden

auftreten. Die Mitochondrien wurden auch beim Meerschweinchen beschrieben, bei welchem sie sich im Verbindungsstück des Schwanzes in einen Spiralfaden umbilden (Fig. 4 i. k.—P. c.) Um das Schema nicht zu verdunkeln, gebe ich den Entwicklungsprozess dieses Fadens einzeln auf Fig. 5 wieder, welche Zeichnung die Spermiohistogenese der Maus nach Benda[1]) darstellt.

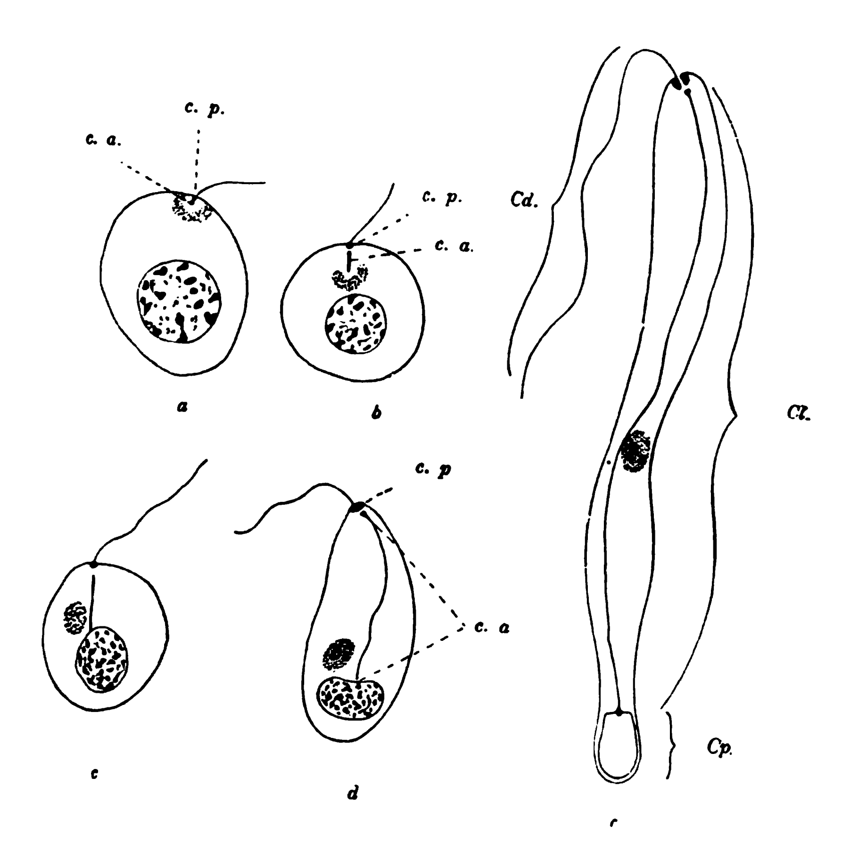


Fig. 6. Spermiohistogenese von Helix nach v. Korff.

Diesem Autor verdanken wir hauptsächlich die Feststellung des Begriffes der Mitochondrien. Wir sehen, dass zuerst das ganze Cytoplasma von körnigen Mitochondrien erfüllt ist, die sich allmählich um die Schwanzwurzeln sammeln und sich hier

[1]) Benda, 1903. Ergebn. der Anatom. und Entw.

in einen Spiralfaden vereinigen. Auf der Figur Bendas lässt sich das Schicksal der Centralkörper schwer genau verfolgen, doch

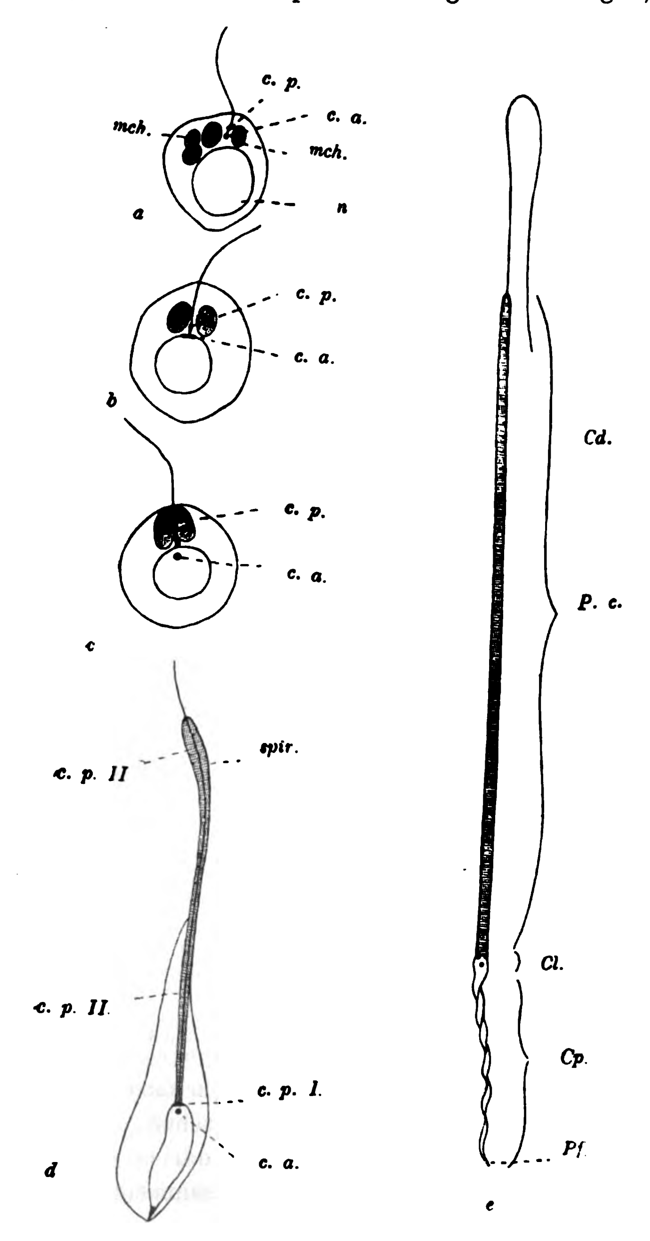


Fig. 7. Spermienhistogenese von Paludina nach Meves.

lässt es sich kaum bezweifeln, dass hier der Spiralfaden dem Verbindungsstück des Schwanzes zwischen Vorder- und Hinterabschnitt des distalen Centralkörpers angehört.

Das gegenseitige Verhältnis der Spermienteile der Schnecke ist, wie dies die Spermiohistogenese nach Korff (1899, Archiv für mikr. Anatom., Bd. 54) zeigt, eine sehr eigentümliche (Fig. 6.) Der

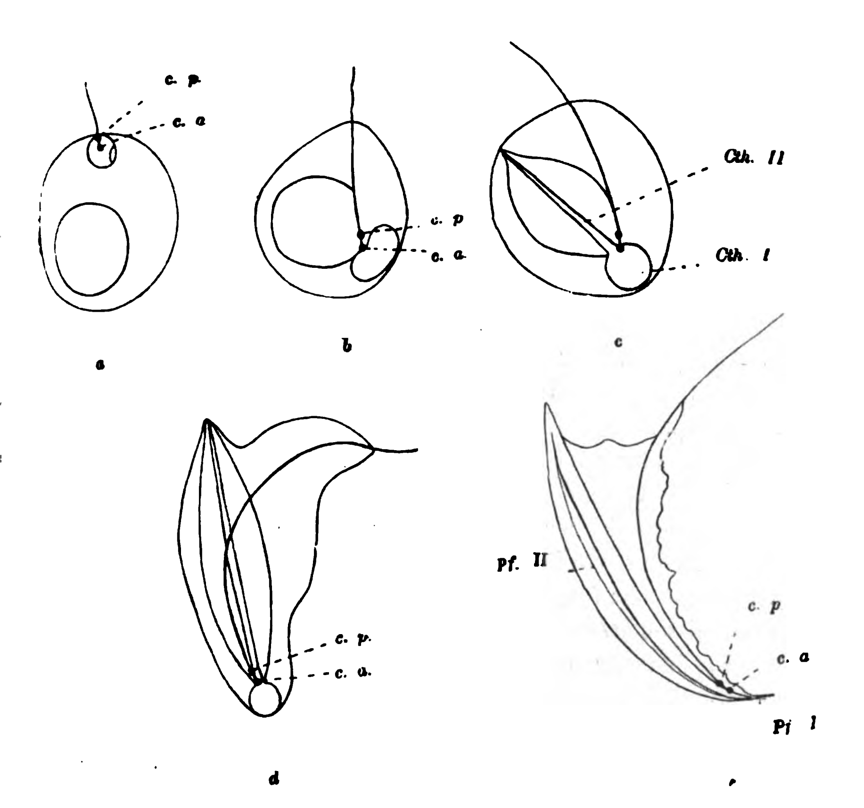


Fig. 8. Spermiohistogenese der Unke nach J. Broman.

Hals erreicht, dank der starken Enwicklung des proximalen Centralkörpers eine aussergewöhnliche Länge, wogegen das Verbindungsstück des Schwanzes sehr kurz ist; der distale Centralkörper bewahrt das Aussehen eines einzigen ungeteilten Ringes.

Bei Paludina vivipara ist gerade das Gegenteil der Fall (Fig. 7 nach Meves[1]) Hier hat der Hals eine sehr unbedeutende

[1]) Meves, 1900, Archiv f. mikr. Anatom., Bd. 56 und 1902, Ibidem, Bd. 61.

Grösse und der proximale Centralkörper bewahrt das Aussehen eines Körnchens. Der distale Centralkörper dagegen nimmt die Form eines Stäbchens an, zieht sich ausserordentlich in die Länge aus und wird von einer Mitochondrienspirale umgeben; wahrscheinlich löst sich das Vorderende dieses Stäbchens als Ring von demselben los (Fig. 7, c. p. I). Es sind endlich auch solche Fälle konstatiert worden, wo keiner der beiden Centralkörper während der Spermiohistogenese irgend welche Umwandlungen durchmacht: Beide bewahren ihre körnchenartige Form. Fig. 8b gibt die Spermiohistogenese von Bombinator igneus nach Broman[1]) wieder. Das Zwischenstück des Schwanzes ist hier ebenfalls reduziert, wie dies bei der Schnecke der Fall ist, doch hat auch der Hals eine sehr unbedeutende Länge. Eine merkwürdige Eigentümlichkeit des Spermiums bildet seine, in einem sehr spitzen Winkel zusammengefaltete Achse, dessen Spitze vom proximalen Centralkörper gebildet wird (c. a.): von diesem Punkt an laufen Kern und Achse einander beinahe parallel nach rückwärts, resp. vorwärts (inbezug auf die Achse). Die Centrotheke behauptet hier ihre ursprüngliche Stellung, sendet aber einen längs der ganzen Kernachse laufenden festen Fortsatz aus. Das sich aus der Centrotheke bildende Perforatorium befindet sich in diesem Falle am Faltungspunkt der Achse; dieser Punkt erscheint somit physiologisch als das Vorderende des Spermiums, dessen vergleichende Morphologie uns folglich erst durch das Studium der komplizierten Spermiohistogenese zugänglich wird.

So sind wir denn heutzutage imstande, eine strenge Homologie der einzelnen Teile verschiedener Vertreter des gewöhnlichen Spermientypus festzustellen. Hierzu ist das Studium der Spermiohistogenese unentbehrlich. Derselben Methode werden wir uns auch zur Erklärung des vergleichend-morphologischen Baues der Decapodenspermien bedienen.

2. Die Untersuchungsmethodik.

Ehe ich an die Beschreibung meiner Beobachtungen herantrete, will ich einige Worte über die Methodik vorausschicken. Von allen von mir angewandten Konservierungsflüssigkeiten erzielte ich in den meisten Fällen die besten Resultate mit

[1]) Broman, J., 1900, Anatom. Anzeig., Bd. 17.

Sublimat-Essigsäure (5°/o) oder auch mit reinem Sublimat; ich bediente mich hierzu konzentrierter Lösungen in Süss- oder Seewasser, ebenso wie einer Mischung beider; ebenso wandte ich nach Berechnung dem Seewasser isotonische Sublimatlösungen an — in allen Fällen war das Resultat ein ähnliches: die Plasmastrukturen und Centralkörper waren mehr oder weniger befriedigend konserviert, das Chromatin quoll stark, die Form der Zellen veränderte sich auch ein wenig, sie quollen auf. Besser wurde die Form durch Zenkersche Lösung und besonders durch die Bouinsche erhalten, durch welche auch die Centralkörper sich manchmal als gut fixiert erwiesen. Osmiumsäure enthaltende Flüssigkeiten, wie Flemmings und Hermans Gemisch, erwiesen sich für meine Zwecke als unbrauchbar. Es gelang nicht, die Centralkörper und Mitochondrien auf diese Weise zu konservieren und nur in bezug auf das am wenigsten meine Aufmerksamkeit in Anspruch nehmende Chromatin ergaben diese Flüssigkeiten die besten Resultate. Die Schnitte wurden von mir in einer Dicke von 5—10 μ angefertigt.

Die von mir hauptsächlich angewandte Färbungsmethode ist die M. Heidenhainsche Eisenhämatoxylin-Färbung. Zuweilen bediente ich mich auch der Bendaschen Modifikation derselben Methode; gute Resultate erzielte ich in manchen Fällen (Pagurus) auch durch Bordeaurot-Vorfärbung nach M. Heidenhain[1])

Bei all diesen Methoden kann man nie auf einen sicheren Erfolg rechnen; man ist genötigt, versuchsweise möglichst viele Objektträger mit kleinen Abweichungen in der Färbung zu bearbeiten. Von 10—15 Präparaten gelang manchmal nur eins; bei völlig gelungenen Präparaten aber erwiesen sich die Centralkörper sämtlicher Zellen als gefärbt und ich kann viele solche Präparate aufweisen, wo in bestimmten Stadien nur die Centralkörper schwarz gefärbt, alle übrigen Teile der Zellen dagegen entfärbt sind; eben in dieser Beziehung ergab die Bordeaurot-Vorfärbung gute Resultate. Es versteht sich von selbst, dass sich auf solchen, in bezug auf die Centralkörper tadellosen Präparaten das Schicksal

[1]) Ich hebe diesen Umstand umsomehr hervor, als so hervorragende und erfahrene Histologen, wie Meves und Benda der Vorfärbungsmethode jeglichen Vorteil abstreiten. Augenscheinlich ist diese theoretisch sehr geistreich erdachte Methode (vergl. Heidenhain, Pflügers Archiv, 1902), praktisch nur selten anwendbar. In diesem Falle ergab sie aber wirklich gute Resultate.

der Mitochondrien schwer verfolgen lässt; zu diesem Zweck muss man sich weniger entfärbter Präparate bedienen.

Nicht selten sind die Kerne auf Hämatoxylinpräparaten ebenso intensiv gefärbt, wie die Mitochondrien, und ihre Grenzen sind daher oft schwer festzustellen. Letzteres lässt sich aber leicht durch dreifache Färbung nach Biondi-Heidenhain erreichen, welche an Sublimatpräparaten tadellose Resultate ergibt. Diese Farbe wurde von mir nach Meves Vorschriften in der Encylopädie der mikroskopischen Technik zubereitet. Leider büssten die Präparate nach Verlauf eines Jahres wesentlich an Klarheit ein.

Die Färbung der Mitochondrien durch Kristall-Violett nach der Bendaschen Methode (Benda, Anatom. Anz., 1902) ist mir nicht gelungen, was durch den Umstand zu erklären ist, dass Benda diese Methode an mit Osmiummischung fixiertem Material anwandte; für meine Objekte erwies sich jedoch dieses Fixierungsmittel als unbrauchbar. Ebensowenig lassen sich, wie Benda empfiehlt, die Testikel der Crustaceen auch mit Alkohol fixieren. In postchromierten Sublimatpräparaten aber ergab die Färbung nicht die gewünschten Rusultate. Ich kann hierüber meinem Bedauern umsomehr Ausdruck verleihen, als ich das Vergnügen hatte, die ausserordentlich schönen und einzig dastehenden Präparate Prof. Bendas zu sehen, in welchen die Differenzierung der Mitochondrien ganz besonders klar zutage trat. Neben den Schnitten stellte ich noch Deckglaspräparate von ganzen Spermien her. Ich vermischte eine kleine Anzahl aus dem Testikel oder dem Rec. seminis entnommenen Spermien mit einem Tropfen Seewasser, fixierte mehrere Minuten lang in Osmiumsäuredämpfen und färbte dann meistens nach Biondi-Heidenhain oder vergoldete auch nach Ranvier mit Gold-Ameisensäure. Eisenhämatoxylinfärbung ergibt nicht die gewünschten Resultate.

In vielen Fällen endlich ist es durchaus notwendig, die Entwicklung an lebenden Zellen zu studieren, indem man die Testikel in Serum, Seewasser oder isotonischer Lösung zerzupft. Nur auf diesem Wege kann man sich ein deutliches Bild der Entwicklung der äusseren Form des Spermiums machen, was übrigens im nächsten Kapitel des genaueren besprochen werden soll. Die Untersuchung der Mitochondrien, im besondern der dem Kern unmtitelbar anliegenden, an lebenden Objekten, kann

ich nur empfehlen. In einigen Stadien sind auch die Centralkörper hier sehr schön sichtbar, ebenso, wie einige andere Details, welche an konserviertem Material verloren gehen. Ich kann diese einfache Methode für das Studium der Spermiohistogenese auch anderer Arten nicht dringend genug empfehlen und mir ist seine bisherige mangelhafte Anwendung unerklärlich. Der Schwerpunkt der Frage liegt jetzt nur in der Auffindung einer entsprechenden „physiologischen" Flüssigkeit; für gewöhnlich genügt eine isosmotische Lösung. Auf Tafel XXVII, XXVIII und XXIX bringe ich mehrere Serien der Spermiohistogenese nach lebenden Zellen zur Darstellung.

Was die Zeichnungen anbetrifft, so sind sie sämtlich mit Hülfe des Abbéschen Zeichenapparats bei zwei verschiedenen Vergrösserungen entworfen, und zwar die Figuren der Tafeln XXV, XXVI und XXIX mit Zeissschem Apochr., Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 18, Tubus 16 mm, auf Höhe des Objekttischchens, folglich bei einer Vergrösserung von 3500. Die Figuren der Tafeln XXVII, XXVIII und XXIX mit Komp.-Ok. 6, im übrigen aber unter denselben Bedingungen; die Vergrösserung wäre demnach eine 1400-fache. Drei verschiedene Immersionsapochromate standen zu meiner Verfügung: 2 mm Ap. 0,30 und 1,40 und 3 mm Ap. 1,40. Jede dieser Immersionen hat ihre besonderen Vorzüge und alle vervollständigen sie einander höchst glücklich. Meistens, selbst in Neapel und Villefranche, zog ich es vor, mich bei meiner Arbeit eines Auerbrenners zu bedienen.

Beim Zeichnen lässt sich eine gewisse Unexaktheit schon dadurch nicht vermeiden, dass die verschiedenen Präparate verschieden gefärbt sind und es nur eine zwecklose Buntheit herbeiführen würde, wollten wir in den Figuren wirklich dieser Verschiedenheit in der Färbung Rechnung tragen. Die drei Hauptfarben, welche wir auf Tafel XXV und XXVI sehen, braun, grau und schwarz, entsprechen auch in Wirklichkeit der Färbung vieler meiner Präparate.

Ich muss noch hinzufügen, dass, obwohl ich alle Zeichnungen mit sehr wenigen Ausnahmen nach bestimmten Zellen entworfen habe, ich in vielen Fällen hunderte von Nachbarzellen desselben Präparats zu dem nämlichen Zweck hätte verwenden können; dadurch wurde meine Aufgabe insofern erleichtert, als ich irgend ein nebensächliches Detail nach anderen Zellen ergänzen konnte.

3. Allgemeiner Überblick der Spermiohistogenese.

Eine allgemeine Vorstellung über die Entwicklung des Spermiums aus der Spermatide kann der Leser am besten aus der Betrachtung der Figuren 1—18 der Tafel XXV, welche die Spermiohistogenese von Galathea squamifera darstellt, schöpfen.

Fig. 1—2 gibt die letzten Teilungsstadien der Spermatocyten zweiter Ordnung in Spermatiden wieder. Man sieht das Verschwinden der Centralteile der Spindelreste, welche hier, wie immer in der Spermiohistogenese, gar keine Rolle spielen. Die Pole der Spindel bleiben erhalten und erhalten lange Zeit hindurch die Verbindung der Centralkörper mit dem Kern aufrecht (Fig. 3, 5, 6, 7 der Taf. XXV).

Der Centralkörper eines jeden Poles teilt sich noch vor endgültiger Trennung der Schwesterspermatiden in zwei Teile (Fig. 3, Taf. XXV). Die Centralkörper befinden sich von Anfang an unmittelbar an der Oberfläche und das Vorhandensein irgend eines, der Centrotheke vergleichbaren, Gebildes lässt sich auf keine Weise konstatieren. Im Zellkörper stossen wir auf zweierlei Arten von Körnchen, welche auf den Figuren, ihrer wirklichen Färbung auf Hämatoxylinpräparaten entstehend, grau und braun dargestellt sind. Die grauen Körnchen können wir als Mitochondrien auffassen, wogegen ich die braunen als Kapsel- oder Schwanzkörnchen bezeichne. Auf den in Fig. 3—7 der Taf. XXV zur Darstellung gebrachten Stadien können wir die allmähliche Verschmelzung jeder Art von Körnchen in einen Mitochondralkörper und einen Kapsel- oder Schwanzkörper verfolgen. Diese beiden Körper ordnen sich bald (Fig. 3, Taf. XXV) in einer Linie mit dem Kern aus, wobei der Mitochondralkörper die Mitte einnimmt und sich eng dem Kern anlegt. Die zwei Centralkörper verlegen ihren Platz allmählich auf dieselbe Linie, indem sie sich zwischen den Mitochondral- und Kapselkörper einschieben. Auf Taf. XXV, Fig. 9 u. folgende finden wir die für alle Decapoden typische Einteilung der Spermatide in drei Abschnitte: Kernabschnitt, Mitochondral- und Kapselabschnitt.

In den folgenden Stadien wird unsere Aufmerksamkeit hauptsächlich von der Entwicklungsgeschichte der Centralkörper in Anspruch genommen. Sie ordnen sich der Spermatidenachse

entlang an, sodass wir proximale dem Kern und distale dem Schwanzkörper zugewandte Centralkörper unterscheiden können. Der proximale verändert sich im Laufe der folgenden Stadien wenig und behält seine kugelförmige Gestalt bei, wogegen der distale Centralkörper komplizierten Veränderungen unterworfen ist. Der im gewöhnlichen Typus der Spermiohistogenese so charakteristische frei aus der Zelle hervortretende Axenfaden bildet sich weder in diesem, noch in den folgenden Stadien aus dem distalen Centralkörper. Der distale Centralkörper selbst flacht sich anfangs etwas ab und nimmt die Gestalt einer Scheibe an, welche gerade auf der Grenze zwischen Mitochondral- und Kapselkörper zu liegen kommt (Fig. 10, Taf. XXV). Diese Scheibe verändert sich bis zur Form einer Pyramide, deren Spitze in den Kapselkörper hineinragt (Fig. 11, Taf. XXV). Augenscheinlich löst sich der Centralteil dieser Scheibe los und begibt sich als besonderes Korn nach rückwärts (in distaler, dem Kern entgegengesetzter Richtung), wogegen der Rest des Korns (d. h. proximal, nahe dem Kern), der auf der Achse zurückbleibende Teil der Scheibe ringförmige Gestalt annimmt, wie dies aus Fig. 13, Taf. XXV, ersichtlich. Mit der Zeit nimmt auch der losgelöste hintere Teil des distalen Centralkörpers ringförmige Gestalt an (Fig. 14, Taf. XXV) und in diesem Stadium unterscheiden sich die Centralkörper in der Form in keiner Weise von denen des Salamanderspermiums (vergl. Textfig. 3 i — k, pg.); kurz, wir sehen hier den proximalen Centralkörper in Form eines Körnchens, wogegen der distale als in einen vorderen und hinteren Ring aufgelöst erscheint. Der vordere Teil des distalen Centralkörpers behält auch bis zum Ende der Entwicklung des Spermiums seine ringförmige Gestalt bei und behauptet seine Stellung auf der Grenze zwischen Mitochondral- und Kapselkörper (Fig. 16 u. 17, Taf. XXV). Der hintere Ring des distalen Centralkörpers dagegen nimmt die Form eines Röhrchens an, welches sich allmählich, der Spermatidenachse entsprechend, innerhalb des Kapselkörpers in die Länge zieht (Fig. 14—17, Taf. XXV). Dieses Röhrchen gewinnt allmählich eine kompliziertere Struktur, welche sich besonders im komplizierten Ausstülpungsprozess der Kapsel offenbart. Auf diesen Vorgang werden wir im dritten Kapitel der vorliegenden Arbeit näher zurückkommen und wollen daher jetzt nur die Fig. 17 u. 18, Taf. XXV, wo dieser komplizierte Bau des

ausgestossenen hinteren Teiles des distalen Centralkörpers wiedergegeben ist, der Aufmerksamkeit des Lesers empfehlen.[1])

Wir müssen nun in kurzen Worten ein Bild der Entwicklung der übrigen Organe der Spermatide entwerfen. Der Kern verlängert sich ein wenig und bildet allmählich eine komplizierte Figur, welche man nur an lebenden Zellen gut beobachten kann (Fig. 8, Taf. XXVIII). Der lange Zeit hindurch seinen körnigen Bau bewahrende Mitochondrienkörper sendet drei, sich mit der Zeit verlängernde, Fortsätze aus (Fig. 14a u. folg., Taf. XXV, Fig. 1—7, Taf. XXVIII). Die den Kern von allen Seiten in einer dünnen Lage umgebenden Mitochondrienkörnchen treten zur Bildung eines die Form des Kernes bestimmenden elastischen Fibrillennetzes zusammen (Figur 1 — 7, Tafel XXVIII; eingehender wird dieser Vorgang im zweiten Kapitel behandelt werden). Der Kapselkörper endlich differenziert sich allmählich in die Schwanzkapsel, in welcher sich im reifen Spermium ein äusseres und inneres, das Hinterende des distalen Centralkörpers umgebendes Chitinröhrchen unterscheiden lassen (vergleiche besonders Fig. 16, Taf. XXV).

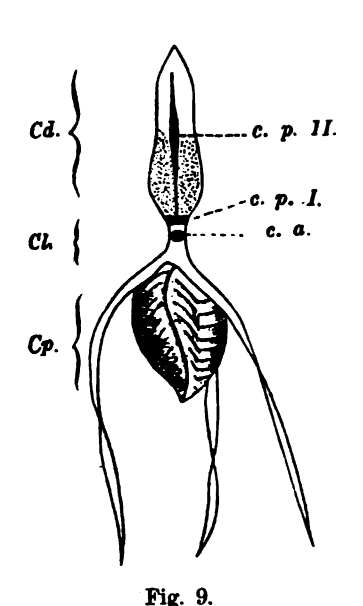


Fig. 9.
Reifes Spermium von Galathea.

Wenn wir den spermiohistogenetischen Prozess von Galathea und von anderen Arten, für welche dieser Prozess oben beschrieben ist, mit einander vergleichen, so gelangen wir, was die Einteilung der Decapodenspermien anbetrifft, zu folgenden Schlüssen. (Fig. 9). Es erweist sich, dass die Spermien von Galathea eines Perforatoriums entbehren, denn in keinem Stadium ihrer Entwicklung konnten wir auch nur eine Spur einer Centrotheke entdecken. Dem Kopf (Cp.) schliesst sich ein gut ent-

[1]) Bei obiger Beschreibung haben wir uns nicht auf Fig. 12a, 14a und 14b der Taf. XXV aufgehalten, welche einige Modifikationen des beschriebenen Entwicklungsganges der Centralkörper darstellt.

wickelter Hals (Cl.) mit drei Halsfortsätzen (pr. cl. = processus collares) an. Er bildet sich aus dem Mitochondralkörper und enthält den proximalen Centralkörper (c. a). Der Hals wird, wie dies auch in anderen Fällen beobachtet worden ist, vom Schwanz durch eine schwach färbbare Platte geschieden (Fig. 16, Taf. XXV), wo das Spermium am leichtesten durchreisst, wobei sich die Schwanzkapsel loslöst (vergl. Textfig. 27). Diese Kapsel entspricht morphologisch dem Schwanze des gewöhnlichen Spermatozoentypus und enthält den distalen Centralkörper mit seinen beiden Abschnitten: dem vorderen (Cp. I) und dem hinteren (Cp. II).

Der wesentliche Unterschied des Spermiums von Galathea besteht 1) im Fehlen eines Perforatoriums, welches übrigens auch im gewöhnlichen Spermatozoentypus häufig fehlen kann, wie z. B. bei den Teleostei; 2) in der ausserordentlichen Entwicklung des Halses mit seinen Fortsätzen; doch ist dieses Merkmal, wie wir uns weiter unten überzeugen können, unbeständig und haben auch die Brachyura einen wenig ausgeprägten Hals (Fig. 23—25, Taf. XXV); andererseits gelangt der Hals der Spermien von Helix nach v. Korff ausserordentlich zur Ausbildung; 3) in der Umwandlung des bewegungsfähigen Schwanzes in eine Chitinkapsel; doch ist dies ein physiologischer Unterschied, und nebenbei keineswegs ein tiefgehender, da, wie wir im dritten Kapitel sehen werden, diese Kapsel auch bei den Decapoden als Fortbewegungsorgan die Hauptrolle spielt.

Nachdem wir nun einen Überblick über die allgemeinen Fakten gewonnen haben, können wir zur ausführlichen Beschreibung der Entwicklung der einzelnen Organe der Spermatide in der Spermiohistogenese verschiedener Decapoden übergehen.

4. Die Entwicklung der Centralkörper.

Die frühen Entwicklungsstadien der Centralkörper, welche sich mit völliger Klarheit an meinen Galathea squamosa und strigosa betreffenden Präparaten feststellen lassen, bieten sich bei anderen Decapoden, deren Centralkörper sich während dieser Stadien ebenso intensiv, wie die Mitochondrien, färben, nicht mit derselben Deutlichkeit dem Blicke des Forschers dar.

Was die Lage der Centralkörper während dieser Stadien anbelangt (Fig. 1—7, Taf. XXV), so lässt sich hierüber folgendes bemerken: sie liegen stets unmittelbar an der Oberfläche der

Zelle und wenn sie auch manchmal zurückgetreten erscheinen, so sind sie es eben nur scheinbar, während sie in Wirklichkeit nur oberhalb oder unterhalb des optischen Schnittes liegen. Beide Centralkörper sind fürs erste völlig gleich; da der Achsenfaden fehlt, so kann man auch noch von keiner Differenzierung in einen proximalen und einen distalen Centralkörper sprechen. Ich glaube nicht, dass man der Vereinigung der Centralkörper mit dem Kern durch die Fragmente der Spindelpole eine grosse Bedeutung beimessen kann; in meinen Augen spielte dieselbe nur als gutes Merkmal der ununterbrochenen Reihenfolge in der Entwicklung der Centralkörper eine Rolle. (Fig. 1—8, Taf. XXV) Häufig ist eine solche Verbindung nicht zu erkennen, was auf meiner Fig. 4, Taf. XXV wiedergegeben ist, wo sich die Centralkörper in einer besonderen Ausbuchtung an der Oberfläche der Zelle befinden und ein jeder von ihnen einen Faden nach innen aussendet; ein ebensolches Aussehen finden wir besonders häufig auch in jungen Spermatocyten erster Ordnung bei Galathea wieder. Während der Bildung des Mitochondral- und Kapselkörpers, die sich mit dem Kerne in eine Linie anordnen, geben auch die Centralkörper ihre Stellung auf, um ihren Platz auf derselben Achse an der Grenze zwischen Mitochondral- und Kapselkörper einzunehmen. Die betreffenden Verschiebungen wurden auch in anderen beschriebenen Fällen der Spermiohistogenese beobachtet und hier wurde die interessante Streitfrage, welchen Zellorganen man hier eine aktive Fortbewegung zuschreiben kann, öfters behandelt. Mir scheint es, wir wären in gegebenem Falle gar nicht gezwungen eine aktive, z. B. amöbenartige Fortbewegung irgend welcher Organe zu suchen. Hat sich einmal, infolge der symmetrischen Wirkung des Druckes, eine Längsachse, auf welcher sich drei Bestandteile in Form von drei Bläschen anordnen, gebildet, so bewegen sich die durch nichts, wie z. B. durch den Achsenfaden, auf einer bestimmten Stelle der Oberfläche zurückgehaltenen Centralkörper auf Grund derselben Gesetze der Symmetrie passiv auf dieselbe Achse hin. Die Zwischenstadien einer solchen Wanderung bei Galathea sind auf Fig. 7 und 8, Taf. XXV, dargestellt.

Auf Fig. 9, Taf. XXV, ist die typische Stellung der Centralkörper nahe der Grenze zwischen Mitochondral- und Kapselkörper einer dreiteiligen Spermatide wiedergegeben. In solchem

Zustande fand ich die Centralkörper der meisten von mir daraufhin untersuchten Decapoden. Ich bringe dieses Stadium für Pagurus striatus (Fig. 4, Taf. XXVI), für Homarus vulgaris (Fig. 11, Taf. XXVI) und für Portunus corrugatus (Fig. 22, Taf. XXV) zur Darstellung. Für Pagurus führe ich noch frühere Stadien an; auf Fig. 2 und 3, Taf. XXVI, können wir die paarigen Centralkörper, welche nicht wie bei Galathea an der Oberfläche, sondern ein wenig von derselben zurücktretend im Zellkörper unmittelbar der Mitochondrien liegen. Die Frage, ob das schwarze Körnchen der Fig. 1, Taf. XXVI, dem noch ungeteilten Centralkörper entspricht, oder ob es irgend ein anderes Gebilde, ob es eine Mitochondriengruppe sei, wage ich nicht zu lösen.

Anfangs nehmen die Centralkörper eine im Verhältnis zur Achse senkrechte oder schräge Stellung ein, doch geben sie dieselbe bald zu Gunsten ihrer ständigen, wagerechten auf. In dieser Hinsicht bietet die Fig. 9, Taf. XXV, welche zwei Nachbarspermatiden desselben Präparats darstellt, viel Lehrreiches. Nur in der linken ist der Unterschied zwischen distalem und proximalen Centralkörper angedeutet.

Der proximale Centralkörper verändert sich bei allen von mir untersuchten Decapoden bis zur Beendigung der Entwicklung nur wenig und behält seine mehr oder weniger kugelförmige, häufig an den Polen etwas zusammengedrückte, Gestalt bei, wobei auch seine Dimensionen meistens unverändert bleiben. Im reifen Galathea-Spermium färbt sich dieser Centralkörper gewöhnlich wenig, oder, um sich genauer auszudrücken, bietet seine Differenzierung unter den sich durch Hämatoxylin leicht schwärzenden Halsmitochondrien grosse Schwierigkeiten; diese letzteren zeichnen sich hier durch eine bedeutend grössere Länge, als dies sonst der Fall ist, aus. Besonders bietet sich das auf Fig. 15, Taf. XXV, wiedergegebene Bild dar, wo eine wenig tingierte Platte das besonders stark geschwärzte Hinterende des Halses vom vorderen Ringe des distalen Centralkörpers trennt. Eine Zeit lang war ich der Meinung, dass der proximale Centralkörper innerhalb des Halses unmittelbar an den Kern herangezogen wird; zu dieser Ansicht gaben Bilder, wie das auf Fig. 15, Taf. XXV wiedergegebene, Anlass.

Bei den meisten anderen Decapoden ist die Verfolgung des Schicksales des proximalen Centralkörpers nicht mit weiteren

Schwierigkeiten verknüpft, da der Hals in seinem zentralen Teil ausserordentlich verkürzt erscheint, wobei Kern und Kapselkörper an der Spermatidenachse beinahe in Berührung gelangen. Eben an diesem scheinbaren Berührungspunkte ist der proximale Centralkörper eingelagert, sodass er auf diese Weise einer Verdunkelung durch ihn umgebende Mitochondrien entgeht. Ein besonders gutes Material zur Verfolgung der Entwicklung des proximalen Centralkörpers bildet Pagurus striatus (Fig. 8, 9, 10, Taf. XXV; auf Fig. 7 ist derselbe überfärbt und erscheint daher grösser). Ebenso klar kann man ihn bei den Krabben (Fig. 24a u. 25, Taf. XXV) und bei Homarus vulgaris (Fig. 15, 16, Taf. XXVI) beobachten. Bei letzterem ist er übrigens schlecht färbbar.

Der sogenannte Centralkörperfaden, den Meves sowohl fürs Meerschweinchen, als auch in anderen Fällen, beschrieben hat, und welcher den proximalen Centralkörper mit dem distalen verbindet, lässt sich auch hier, und zwar stets in der Einzahl, konstatieren. Bei Galathea konnte ich sein Vorhandensein nur in frühen Stadien (und selbst da nicht regelmässig) in Form eines breiten, wenig färbbaren Bandes, feststellen (Fig. 12, 13, 14, Taf. XXV). Besonders schön ist dieses Gebilde bei Pagurus striatus entwickelt, und zwar in frühen Stadien in Form eines ebensolchen breiten Bandes (Fig. 5, 6, 7, Taf, XXVI), später aber als langer und feiner Faden (Fig. 8 u. 9, Taf. XXVI). Vergl. ebenso bei Hamarus vulgaris, Fig. 16, Taf. XXVI und bei den Krabben (Fig. 24a u. 25, Taf. XXV).

Wenn wir uns nun der Betrachtung des distalen Centralkörpers zuwenden, fällt uns zu allererst der Umstand ins Auge, dass seine Teilung in einen vorderen und hinteren Abschnitt nicht immer so deutlich ausgeprägt ist, wie dies bei Galathea der Fall war; doch fällt dieser Prozess im übrigen auch bei Entwicklung der gewöhnlichen Spermien häufig aus (vergl. Helix, Textfig. 6 und Bombinator, Textfig. 8). Wenn bei Galathea der Vorderabschnitt des distalen Centralkörpers in einigen Fällen nicht die Form eines Ringes, sondern die eines dem proximalen Centralkörper ähnlich Körnchens annimmt (Fig. 12a, 14b, 15, Taf. XXV), so bin ich geneigt, dieses als Folge der Konservierung aufzufassen. Besonders deutlich tritt der Vorderabschnitt des distalen Centralkörpers als losgelöster Ring bei Maja verrucosa (Fig. 25, Taf. XXV) auf.

Doch in anderen Fällen macht sich dieser Abschnitt nicht völlig vom übrigen Teil des distalen Centralkörpers, welcher eine lange Reihe Umwandlungen durchmacht und einer kompliziertesten Differenzierung unterworfen ist, frei. Wenden wir uns nun der Betrachtung der Entwicklung dieses Centralkörpers bei Pagurus striatus zu.

Aus Fig. 4—7, Taf. XXVI, können wir das allmähliche Wachstum des distalen Centralkörpers ersehen; anfangs (Fig. 4, Taf. XXVI) unterscheidet er sich in der Grösse noch nicht vom proximalen, doch wächst er ganz allmählich wie der Tropfen einer Flüssigkeit, ein Bläschen oder besser wie eine Traubesche Kunstzelle, an. Wie in letzterer können wir uns bei entsprechender Entfärbung (Fig. 8a u. 8b, Taf. XXVI) von dem Vorhandensein zweier verschiedener Bestandteile überzeugen: einer äusseren, den Farbstoff besser aufsaugenden, Hülle aus kompakterem Stoff und einer inneren, weniger färbbaren „flüssigen“ Kernes (Rinden- und Marksubstanz des Centralkörpers). Bei weiterer Entwicklung des Centralkörpers quillt sein schwach färbbarer Inhalt immer mehr und mehr an, während die Rindensubstanz sich weiter differenziert. Bald können wir hier einen vorderen Abschnitt in Form eines verdickten Bechers von einem hinteren, ebensolchen umgestülpten mit dünnerer Hülle versehenen unterscheiden (Fig. 8c u. 8d, Taf. XXVI). Mir scheint, wir könnten diese beiden Teile mit den zwei Abschnitten des distalen Centralkörpers bei Galathea um so eher homologisieren, als sich der Vorderabschnitt in kurzer Zeit ebenfalls in einen Ring umbildet (Fig. 8e, Taf. XXVI). Später spaltet sich derselbe in zwei kleinere Ringe (Fig. 8f, Taf. XXVI); eine solche Spaltung ist zwar nur in den seltensten Fällen bemerkbar und der Ring stellt sich selbst im erwachsenen Spermium meistens als einheitliches Gebilde dar (Fig. 9, Taf. XXVI). Was den hinteren Abschnitt anbetrifft, so zieht er sich, ohne dass sich seine innige Verbindung mit dem vorderen löst, ebenso wie bei Galathea zu einem langen Röhrchen aus (Fig. 8d, 8e, 8f u. 9, Taf. XXVI). Ich bezeichne zwar diesen Teil als Röhrchen, doch stellt er sich eigentlich als zylindrisches Stäbchen dar; die röhrenartige Hülle dieses Stäbchens aber unterscheidet sich sowohl durch ihre Färbbarkeit, als augenscheinlich auch durch Konsistenz von dem flüssigen Inhalt. Wenn wir die Struktur dieses Centralkörpers beim reifen Spermium (Fig. 9,

Taf. XXVI) mit dem eines etwas früheren Stadiums (Fig. 8f, Taf. XXVI) vergleichen, so können wir uns davon überzeugen, dass ersteres sowohl ein wenig kompakter und feiner ist, als es auch stärker färbbar erscheint. Ausser der eben besprochenen Einteilung des distalen Centralkörpers des normalen, ruhenden reifen Spermiums in einen vorderen und hinteren Abschnitt können wir in der Regel keine weiteren Details feststellen. Doch neben solchen „ruhenden" Spermien lässt sich in den Präparaten zuweilen das Vorhandensein von Spermien „mit ausgestülpten Kapseln" konstatieren. Wie ich im dritten Kapitel der vorliegenden Arbeit zu beweisen streben werde, hat dieses Ausstülpen der Kapsel eine höchst wichtige physiologische Bedeutung und spielt im Befruchtungsprozess eine grosse Rolle. Durch das Ausstülpen der Kapsel wird auch der distale Centralkörper ausgezogen, wobei sich auch dessen früher nicht bemerkbare komplizierte Struktur, wie sie von Fig. 10a—d, Taf. XXVI, veranschaulicht wird, offenbart; auf Fig. 10a ist das ganze Spermium mit ausgestülpter Kapsel, auf den übrigen Figuren nur die ausgezogenen Centralkörper dargestellt. Wir sehen, dass die stärkste Ausziehung bei diesem Vorgang meistens den hinteren Abschnitt des distalen Centralkörpers betrifft. Seine Rindenschicht hat, wie es sich erweist, nicht die Form eines Röhrchens, sondern die einer zarten Spirale, deren Windungen bis zu Ausziehung eng aneinander liegen, wie dies besonders aus Fig. 10d, Taf. XXVI, ersichtlich. Häufig, wie dies z. B. auf Fig. 10b, Taf. XXVI, der Fall ist, löst sich diese Spirale bei der Ausziehung in einzelne Ringe auf.

Der vordere Abschnitt des distalen Centralkörpers bewahrt in der Regel das Aussehen eines einheitlichen Ringes. Der proximale Centralkörper verändert sich bei der Ausstülpung der Kapsel in keiner Weise, doch zieht sich der Zentralkörperfaden häufig beträchtlich in die Länge aus (Fig. 10d, Taf. XXVI), wobei auch er eine feinere (spiralige?) Struktur aufweist.

Aehnlich wie bei Pagurus entwickelt sich der distale Centralkörper auch bei Portunus corrugatus; vergl. Fig. 23 und 24a, Taf. XXV mit Fig. 8d und 9, Taf. XXVI. Ungefähr dasselbe lässt sich auch von Homarus vulgaris sagen. Nur werden in letzterem Falle die beiden Abschnitte des distalen Centralkörpers später selbständig, und zwar erst wenn er die Gestalt eines ausgezogenen Stäbchens erlangt hat (Fig. 14 u. 15,

Taf. XXVI). Im reifen Spermium (Fig. 16, Taf. XXVI) können wir sehen, dass der distale Centralkörper die Gestalt eines mit zwei keulenförmigen Endanschwellungen versehenen Zylinders annimmt. Die vordere, mit dem proximalen Centralkörper durch einen gut sichtbaren Centralkörperfaden verbundene Anschwellung, können wir augenscheinlich als dem Vorderabschnitt des distalen Centralkörpers (dem Ring) homolog ansehen. Auf Fig. 17a—e, Taf. XXVI, sind mehrere Formen ausgezogener Centralkörper von Homarus vulgaris dargestellt. Diese Zeichnungen beweisen, dass der distale Centralkörper auch hier eine ausserordentlich komplizierte Struktur aufweist, wenn dieselbe auch nicht so deutlich wie bei Pagurus ausgeprägt erscheint. Mir scheint sich diese verhältnismässige Unklarheit durch weniger gelungene Konservierung der Hummerspermien erklären zu lassen. In Fig. 17d u. 17e, Taf. XXVI, erscheint ein bedeutender Teil des distalen Centralkörpers in Ringe aufgelöst, wie dies auch auf Fig. 10b, Taf. XXVI, bei Pagurus der Fall ist, es scheint mir kaum zweifelhaft, dass Fig. 10b, Taf. XXVI, weniger gelungen konserviertem Material entspricht, wie Fig. 10a, Taf. XXVI. Auf Fig. 17c, Taf. XXVI, erscheinen die Ringe unter einander vereinigt, wodurch sie gewissermassen das Aussehen einer Reihe von Bläschen oder Alveolen erhalten. Fig. 17b, Taf. XXVI, entspricht augenscheinlich einem Zwischenstadium zwischen Fig. 16 und 17c, Taf. XXVI. Der Centralkörper ist hier so mangelhaft entfärbt, dass sich eine feinere innere Struktur in keiner Weise feststellen lässt. Fig. 17a, Taf. XXVI, entspricht einem noch früheren Stadium bei Beginn des Ausziehungsprozesses; durch Entfärbung liess sich hier das Vorhandensein einer langen Reihe verschiedener Segmente konstatieren.

Bei Galathea squamifera lässt sich sowohl im vorderen, als auch im hinteren Abschnitte des distalen Centralkörpers eine Differenzierung in Rinder und Marksubstanz feststellen (vergl. hauptsächlich Fig. 14 u. 15, Taf. XXV). Auch hier offenbart das Ausstülpen der Kapsel eine komplizierte Struktur des hinteren Abschnittes des distalen Centralkörpers (Fig. 17 u. 18, Taf. XXV); auch hier können wir uns von der Einteilung in eine lange Reihe von Segmenten überzeugen. Bei Betrachtung des Präparats drängt sich uns die Vorstellung auf, als würde der hintere Abschnitt des distalen Centralkörpers durch ein Röhrchen

mit doppelten Wänden gebildet; beim Ausziehen springt die innere feinere Hülle aus der äusseren heraus. Ich kann es jedoch nicht übernehmen, eine genaue Erklärung dieses Vorganges zu liefern; ich will nur den Umstand erwähnen, dass zuweilen an ausgezogenen lebenden Spermien eine Querstreifung des ausgestossenen Centralkörpers zu erkennen ist (Spiralstruktur?) (Fig. 11, Taf. XXVIII).

Die Entwicklungsgeschichte der Centralkörper in frühen Stadien, besonders bei Galathea, stimmt in so hohem Grade mit dem, was wir über das Schicksal der Centralkörper in anderen Fällen der Spermiohistogenese wissen, überein, dass die Identität dieser Gebilde wohl kaum in Frage gestellt sein kann. Die in der Gruppe der Decapoden beobachteten Abweichungen lassen sich in drei Hauptpunkten zusammenfassen: 1) gelangt der distale Centralkörper, im besonderen sein hinterer Abschnitt, ausserordentlich zur Entwicklung; 2) weist dasselbe hier eine Differenzierung in Rinde und Marksubstanz und eine komplizierte Struktur der ersteren auf; endlich, 3) entwickelt sich in Verbindung mit dem Centralkörper kein Achsenfaden.

Was die erste dieser Abweichungen anbelangt, so kann sie keineswegs eine scharf ausgeprägte genannt werden. Auch bei Entwicklung der Spermien des gewöhnlichen Typus können die Centralkörper bedeutende Dimensionen erweisen. Es genügt auf die starke Entwicklung des proximalen Centralkörpers bei Salamandra nach Meves (1897; Textfig. 3 der vorliegenden Arbeit) oder bei den Selachiern (Lenhossek 98, Suzuki 99) hinzuweisen. Doch entwickelt sich auch der distale Centralkörper beim Salamander und z. B. Paludina (Textfig. 7 b) bedeutend, wenn auch nicht in die Breite, so doch in die Länge.

Die komplizierte Struktur der distalen Centralkörper hat zweifellos die Bedeutung eines anpassenden physiologischen Merkmals und kann daher in der morphologischen Frage keinerlei Zweifel erwecken. Soviel mir bekannt, ist bis heute noch kein Fall der Differenzierung des Centralkörpers in Rinde und Marksubstanz beschrieben worden, welche natürlich nur an Centralkörpern von genügend grossen Dimensionen konstatiert werden kann. Wenn wir die Frage ein wenig anders stellen und nur

von flüssigen und festen Bestandteilen des Centralkörpers sprechen (im zweiten Kapitel werde ich zu beweisen suchen, dass diese Bezeichnungen auch wirklich dem Wesen des Prozesses entsprechen), so werden wir auf Hindeutungen auf ähnliche Tatsachen in der Literatur stossen. Wenn nämlich die Centralkörper sich in „Microcentren", d. h. in Haufen von Centralkörpern umwandeln, so erscheinen die festen Körnchen in diesem letzteren untereinander durch eine schwächer färbbare, augenscheinlich flüssige, Substanz verbunden (Heidenhain, Meves).

Die Umwandlung des Centralkörpers in eine Spirale könnte der gewöhnlichen Vorstellung über die Centralkörper so wenig entsprechend erscheinen, dass man vielleicht Zweifel hegen könnte, ob ich hier dem Centralkörper nicht eine Bildung, welche sich häufig um die Centralkörper aus den Mitochondrien entwickeln, zuschreibe? Einen solchen Verdacht muss ich jedoch ganz bestimmt ablehnen, da auch bei mir sich diese Zweifel regten und ich die Frage daherder genauesten Prüfung unterzog. Auch sehe ich nicht ein, weshalb die komplizierte Struktur der Centralkörper heutzutage, nachdem wir uns schon an die Umgestaltung der Centralkörper in Stäbchen, V-förmige Figuren, Ringe und Achten gewöhnt haben, und Meves den komplizierten Verlauf der Entwicklung der Centralkörper in der Spermiogenese des Meerschweinchens gezeigt hat (vergl. Textfig. 4), uns ungewöhnlich erscheinen könnte.

Das Fehlen eines Achsenfadens steht augenscheinlich mit der Unbeweglichkeit der Decapodenspermien in engstem Zusammenhange. Schon Grobben (1878) misst dieser Tatsache eine weitergehende Bedeutung bei. Bei den Decapoden hängt, aller Wahrscheinlichkeit nach, das Fehlen des Wimperepithels von der Entwicklung des Chitins ab. Die Geissel aber entspricht, wie dies hauptsächlich durch die neuesten Forschungen bewiesen ist, den Wimpern des Epithels. Zwar bedingt die Bildung des Chitins und das Fehlen eines Wimperepithels bei anderen Gruppen der Arthropoden, z. B. bei den Insekten, nicht die Unbeweglichkeit der Spermien, doch weise ich darauf hin, dass bei den Decapoden die Spermien selbst Chitin ausscheiden, wodurch vielleicht die Geisseln und mit ihnen die Achsenfäden ihre Beweglichkeit einbüssten.

5. Die Entwicklung der Mitochondrien.

Die Entwicklungsgeschichte dieser wichtigen Organe der Spermatide kann ich leider nicht mit der gleichen Sicherheit, wie die der Centralkörper behandeln; unsere genaue Kenntnis dieser letzteren ist auch in allen anderen Fällen eine bedeutend bestimmtere. Meine Aufgabe wäre wesentlich erleichtert, hätte ich an meinen Objekten die Bendasche Färbungsmethode, dank welcher dieser Forscher so greifbare Resultate erzielte, anwenden können. Doch ist diese Färbungsmethode leider, wie ich bereits im zweiten Abschnitt des Kapitels bemerkte, für die Decapodenspermien nicht anwendbar. Doch muss ich hervorheben, dass Meves, welcher gleichzeitig mit Benda wesentlich zur Erweiterung unserer Kenntnis der Mitochondrien beigetragen hat, sich dieser Färbungsmethode nie bediente und ebenso, wie ich es tat, nur die Heidenhainsche anwandte.

Fragen wir, was die Mitochondrien denn eigentlich sind? In erster Linie erscheinen sie als nach der Methode Bendas, welcher auch die Bezeichnung selbst in die Wissenschaft einführte, färbbare Gebilde. Doch sind wir heutzutage zu der Ueberzeugung gekommen, dass bei Charakterisierung eines Zellorgans die Färbbarkeit als solche nicht den alleinigen Ausschlag geben kann. Scheinbar ergibt in dieser Beziehung die Färbbarkeit des Chromatins durch basische Farben, z. B. durch Metylgrün, die besten Resultate. Doch wissen wir, dass sowohl in den Kernen der Ovocyten und Nervenzellen, als auch in anderen Fällen das Chromatin nicht von basischen, sondern von Säurefarben gefärbt wird (Oxychromatin nach Heidenhain). Daraus können wir schliessen, dass ein im Wesentlichen gleichartiger, nur vielleicht sekundären chemischen Umänderungen unterworfener Stoff sich verschieden zur Färbung verhalten kann. Und zwar trifft dieses selbst in dem Falle zu, wenn wir uns auf Seite der chemischen Theorie Heidenhains und nicht auf die der physikalischen Fischers stellen.

In morphologischer Beziehung werden die Mitochondrien dadurch charakterisiert, dass sie aus Körnchen zusammengesetzte fadenartige Gebilde darstellen (μίτος = der Faden und Χονδρίον = das Körnchen). In manchen Fällen büssen sie nach Benda, dem auch die Bezeichnung angehört, ihre körnige Struktur völlig ein: die Körnchen-Reihe wird zum Faden, zur „Chondriomite“. Im

zweiten Kapitel will ich genauer auf diesen Umstand zurückkommen und zu beweisen suchen, dass die Mitochondrien feine körnige Gebilde seien, welche durch Verschmelzung feste elastische Fäden von ganz bestimmter Form zu bilden imstande sind, die die Form der Zelle bestimmen.

Es gibt endlich noch einen dritten ebenfalls morphologischen, oder, besser, spermiohistogenetischen Standpunkt, von dem aus wir die Mitochondrien betrachten können. In der Spermiohistogenese vereinigen sich die Mitochondrien zur Bildung des Mitochondralkörpers (Nebenkörper Bendas); dieser Körper nimmt teils an der Bildung des Halses, teils an der des Verbindungsstückes des Schwanzes einen Anteil, doch können wir uns bei Durchsicht der Literatur davon überzeugen, dass das Studium der Entwicklung der Mitochondrien noch viel an Genauigkeit zu wünschen übrig lässt.

Der Körper der jungen Spermatide von Galathea erscheint mit Körnchen völlig erfüllt, die wir, wie ich oben schon zu bemerken Gelegenheit hatte, in zwei streng voneinander geschiedene Gruppen teilen können: in kleinere Mitochondral- und grössere Kapselkörnchen. Ausserdem unterscheiden sich diese Körnchen in besonders typischen Fällen im Präparat auch durch ihre Färbung nicht weniger scharf, als dies auf Fig. 1 und folg., Taf. XXV, wiedergegeben ist. Doch ist in anderen Fällen dieser Unterschied häufig nicht so scharf ausgeprägt und da sich ausserdem auch in der Grösse öfters Übergänge finden, so ist es nicht leicht, diese beiden Arten von Körnchen von einander zu unterscheiden. Ein passenderes Material für das Studium der Mitochondrien in diesem Stadium bieten die Einsiedlerkrebse, da hier der Unterschied in Färbung und Grösse ein ausserordentlich ausgesprochener ist (Fig. 1 u. 2, Taf. XXVI). Die Kapselkörnchen zeichnen sich hier durch besondere Grösse aus und haben an lebenden Objekten das Aussehen stark lichtbrechender, glänzender Tröpfchen, während ihnen die Mitochondralkörper an Grösse bedeutend nachstehen und als dunkle Körper erscheinen (Fig. 1, Taf. XXVII). Überhaupt ist, wie wir weiter unten sehen werden, die Untersuchung der lebenden Objekte die beste Methode für das Studium der Mitochondrien.

Bei Galathea und den Paguridae erweisen sich die Mitochondrien schon in der jungen Spermatide und bei Teilung der Spermatocyten zweiter Ordnung als im ganzen Zellkörper zerstreut. In anderen Fällen, so bei den Brachyura (M.-Edw.), Scyllarus u. s. w., vereinigen sie sich zur Bildung mehrerer grösseren, stark färbbaren Körper, welche erst später in Körnchen zerfallen. Doch werden wir uns mit der an und für sich höchst interessante Frage über die Entstehung der Mitochondrien nicht weiter beschäftigen.

Die Mitochondrien vereinigen sich allmählich in einen besonderen Körper, welcher in der dreiteiligen Spermatide zwischen Kern und Kapsel Stellung nimmt (vergl. Fig. 9, 19 u. 22, Taf. XXV und Fig. 4 u. 11, Taf. XXVI). Bei ausschliesslichem Studium konservierten und gefärbten Materials kann man leicht zu der irrigen Meinung gelangen, als seien die Mitochondralkörnchen in besagtem „dreiteiligen“ Stadium ausschliesslich im mittleren oder Halsabschnitt konzentriert, während das Vorderstück ausschliesslich vom Kern, das hintere ausschliesslich von der Kapsel gebildet werden. Letzteres trifft jedoch in keiner Weise zu, da man an lebenden Objekten deutlich das Vorhandensein einer den Kern und einer die Kapsel umgebenden Plasmahülle konstatieren kann. In der den Kern umgebenden feinen Plasmahülle kann man deutlich Körnchen erkennen, welche auch auf Fig. 4 und 5, Taf. XXVII, Fig. 4, 25 und 50, Taf. XXVIII dargestellt sind. Es gelang mir jedoch nicht, diese Körnchen auch auf konservierten Präparaten zu erkennen; dieselben liegen dem Kern zu eng an und färben sich mit letzterem gleich intensiv. Doch ist das Vorhandensein der Mitochondrien vor dem Kern in früheren Stadien aus Fig. 8 und 9, Taf. XXV (Galathea) und Fig. 3, Taf. XXVI (Pagurus) ersichtlich.

In meiner vorläufigen Mitteilung (Anatomischer Anzeiger, 1903,) hielt ich mich nicht für berechtigt, diese den Kopf umgebenden Körnchen mit den Mitochondrien zu identifizieren und beschrieb sie als Kopfkörner, indem ich die Bezeichnung von Mitochondrien nur für die Halskörnchen beibehielt. Seitdem sind alle Zweifel gewichen, besonders nachdem ich das Schicksal beider Arten von Körnchen genauer verfolgt habe und ich behalte sowohl für die einen, wie für die anderen die Bezeichnung „Mitochondrien“ bei, wenn ich es auch vorzöge,

dieses erst nach gelungener Färbung nach der Bendaschen Methode zu tun.

Der grösste Teil der im Halse und um den Kern eingelagerten Mitochondrienkörnchen wandelt sich zu Fäden um. Besonders deutlich lässt sich die Verwandlung der den Kern umgebenden Körnchen in Fäden an lebenden Spermatiden beobachten Hier geht die Verwandlung der Körnchen in Fäden oder, nach der Bendaschen Nomenklatur, die der Mitochondrien in Chondromiten auf zweierlei Art vor sich. Die erste Art finden wir bei Galathea, Munida und den Paguridae. Auf Fig. 5—10, Taf. XXVII ist dieser Prozess bei Eupagurus Prideauxii dargestellt. In einer jungen dreiteiligen Spermatide (Fig. 5) lassen sich um den Kopf herum eine gewisse Anzahl — an 20 — glänzende Körnchen unterscheiden. Diese Körnchen wachsen, wobei auch ihre Anzahl eine bedeutendere wird (Fig. 6); hierauf legen sie sich paarweise oder zu dreien zusammen und nun beginnt der Verschmelzungsprozess (Fig. 7, 8) der zur Bildung von hantelförmigen oder eckigen Figuren führt. Der Verschmelzungsprozess setzt sich weiter fort, wobei wir noch einige Zeit lang imstande sind, die Entstehung der Fäden aus Körnchen zu erkennen. Bald wird diese körnige Struktur jedoch unkenntlich und wir haben nur noch gewellte Fäden, die in bestimmter Weise einander mehr oder weniger parallel laufen, vor uns. Diese Fäden werden allmählich feiner und treten zur Bildung des komplizierten Apparats — der formativen Kopffibrillen zusammen. Der Kopf zieht sich auch mehr und mehr in die Länge aus. Im erwachsenen Spermium besteht dieser Apparat — das „Skelett" des Kopfes aus drei Längsfäden und einer oder vielleicht mehreren zu ihnen senkrecht stehenden Spiralen (Fig. 14, Taf. XXVII).

Die denselben Prozess bei Galathea betreffenden Figuren siehe Fig. 5—8, Taf. XXVIII.

Die andere Entwicklungsart der Kopfmitochondrien ist besonders unter den Brachyura verbreitet. Für Maja verrucosa ist dieselbe auf Fig. 25—32, Taf. XXVIII wiedergegeben. In jungen Stadien sind auch hier ebenso wenig zahlreiche glänzende Körner von grösserem Umfange erkennbar (Fig. 25). Allmählich fangen diese Körner an sich zu strecken, sodass sie im senkrecht zu der Spermatidenachse geführten optischen Durchschnitt das Aussehen

von Sternen mit erst kurzen Strahlen, welche aber mehr und mehr an Länge zunehmen, erhalten (Fig. 25). Solche aus Körnern entstandene Fäden bilden, indem sie sich zu zwei, drei oder mehr in Bündel vereinigen, die vom Kopf abgehenden Fortsätze (Fig. 30—32) während die übrigen Fäden an ihren Enden mit den Nachbarfäden verschmelzen und ein ebensolches Netz um den Kern bilden, wie wir bei Eupagurus gesehen haben.

Andere, dieselbe Entwicklungsart betreffende Fälle, siehe Fig. 30, 50—57, Taf. XXVIII.

Die Verwandlung der Halsmitochondrien an lebenden Objekten zu verfolgen ist schwieriger, da sie tiefer und nicht wie die Kopfmitochondrien unmittelbar an der Oberfläche liegen. Nichtsdestoweniger können wir annehmen, dass sich hier dieselben Prozesse abspielen, wobei die zweite Entwicklungsart augenscheinlich die verbreitetere ist. Bei den Macrura (M.-Edw.) entsendet der Hals gewöhnlich drei, häufig aber auch mehr, Fortsätze, deren Skelett sich aus denselben zu Fäden ausgezogenen Mitochondrien bildet, wie das Gerüst der Kopffortsätze der Brachyura (M.-Edw.) Übrigens lässt sich auch für letztere nicht mit Sicherheit feststellen, ob sich ihre Skelettfortsätze stets aus den Kopfmitochondrien entwickeln, oder ob auch die Halsmitochondrien an deren Bildung teilnehmen, da die Grenze zwischen Kopf und Hals schwer erkennbar ist. Auch bei den Macrura (M.-Edw.) gehen die Mitochondralfäden der Halsfortsätzen in die Mitochondralfäden des Kopfes über; cf. Fig. 10 und 24, Taf. XXVII.

Die Frage über das gegenseitige Verhalten der Hals- und Kopffortsätze zueinander soll in einem besonderen Abschnitt des Kapitels näher behandelt werden. Augenblicklich können wir nur den Tatsachen eine Bedeutung beimessen, welche die Identität der Hals- und Kopfmitochondrien beweisen und in dieser Beziehung erscheinen mir die letzterwähnten Fakten, die auf Fig. 10 und 24, Fig. XXVII, veranschaulicht sind, von ganz besonderer Wichtigkeit.

- - -

Die Entwicklung der Mitochondralfäden an Schnitten zu studieren ist, wie bereits bemerkt worden ist, kaum möglich, da dieselben dem Kern zu eng anliegen. Doch ist die Entwicklung der gewöhnlich dickeren Halsfäden wenigstens in einigen Fällen

und zwar an fixierten Präparaten dem Studium leichter zugänglich. Auf Fig. 19, 20 und 21, Taf. XXV, bringe ich drei Entwicklungsstadien der Mitochondralfäden von Scyllarus arctus zur Darstellung, wobei jedes Stadium durch einen Längs- und Querschnitt der Spermatide charakterisiert wird. Auf Fig. 19a sehen wir einen fast kompakten Mitochondralkörper wie rittlings auf dem Kerne sitzen. Nach kurzer Zeit fängt seine vordere, dem Kern aufliegende Oberfläche an, gewöhnlich 6—8 strahlenförmige Fortsätze auszusenden, welche ebenfalls an die Kernoberfläche zu liegen kommen, was wir aus Fig. 19b, welche ein im Vergleich zu Fig. 19a etwas späteres Stadium betrifft, oder noch besser aus Fig. 20a ersehen können. Wir können uns hier überzeugen, dass die Fäden eine körnige Struktur aufweisen. Auf Fig. 20a, welche in Vergleich zu Fig. 20b ein wiederum etwas späteres Stadium darstellt, zeigen die Enden eines jeden Fadens eine keulenförmige Anschwellung. Später entwickelt sich als Ergänzung dieser Mitochondralstrahlen noch der Mitochondralring (Fig. 21a und 21b, Taf. XXV). Die keulenförmigen Enden eines jeden Strahls senden lange Halsfäden nach auswärts aus (cf. Fig. 38 und 39 Taf. XXVII). Auf diese Weise verdankt das komplizierte Skelett des Halses den Mitochondrien ihren Ursprung.

Auf Fig. 38 und 39, Taf. XXVII können wir ausser dem Halsskelett noch das Vorhandensein eines, wenn auch schwach entwickelten aus wenigen Reifen bestehenden Kopfskelettes feststellen. Bei näherer Betrachtung der Fig. 19 - 21, Taf. XXV wird uns erst klar, woher die Verfolgung der Entwicklung der Kopfmitochondrien an konservierten Präparaten so grosse Schwierigkeiten bietet. Auf Fig. 20a sehen wir, wie die Mitochondral- (Hals-)fäden allmählich verschwinden; es ist nicht unmöglich, dass dem Vorderabschnitt des Kernes hier ebenfalls feine Mitochondralfäden (Kopffäden) oder Körnerreihen anliegen, doch können wir sie nicht mit der nötigen Sicherheit unterscheiden, da die Kernoberfläche hier von gefärbten Chromatinkörnchen bedeckt wird. Dasselbe lässt sich sowohl von Fig. 21a, Taf. XXV als auch von allen übrigen Figuren der ersten und zweiten Tafel sagen: stets lässt uns die Eigenheit der Färbung in den betreffenden Stadien nicht mit Sicherheit die Kopfmitochondrien erkennen.

Ausserordentlich interessant sind die Mitochondrien beim Hummer ausgebildet: schon in frühen Stadien stellen sie nicht

Körner, sondern kurze Fäden dar, wie dies auf Fig. 11, 12, 13, Taf. XXVI, noch besser aber an lebenden Spermatiden (Fig. 37, Taf. XXVII) zu erkennen ist. Wenn sie sich in die Länge strecken und sich in Bündel vereinigen, bilden sie das so charakteristische Skelett des Halses: ein mit drei Halsfortsätzen versehenes Dreieck (Fig. 14b, Taf. XXVI).

So haben denn sowohl die Kopf- als die Halsmitochondrien dasselbe Schicksal: sie dienen zur Bildung der formbestimmenden Fäden oder des Skeletts des Spermiums. Die Skelettgebilde werden im zweiten Kapitel des genaueren zur Sprache kommen; hier genügen einige orientirende Angaben. Bei Eupagurus setzen sich die Kopfmitochondrien zu drei meridionalen Längsreifen und zu Spiralfäden zusammen, die Halsmitochondrien zu formbestimmenden Fäden der Fortsätze und bei Galathea augenscheinlich auch der Spiralfaden (Fig. 17, Taf. XXVIII). Die formbestimmenden Fäden sind, wie wir im zweiten Kapitel sehen werden, auch in der Schwanzkapsel vertreten, doch kann ich über die Entwicklung dieser Fäden nichts genaueres berichten.

Der Zweck dieses Abschnittes besteht in der Lösung zweier Fragen: 1) ob die Hals- und Kopfkörner identisch seien und 2) ob sie den für andere Spermien beschriebenen Mitochondrien entsprechen? Auf beide diese Fragen können wir bejahend antworten. Wir wollen jetzt unsere Beweise hierfür kurz zusammenfassen.

Die Identität der Kopf- und Halskörner wird durch zwei Umstände bestätigt: 1) erstens ist ihr Schicksal das nämliche: sowohl die einen, als auch die anderen verwandeln sich in Skelettfäden; 2) zweitens lässt sich häufig ein Übergehen der aus Kopfkörnern entstandenen Fäden in Halsfäden feststellen.

Zu Gunsten der Homologie besagter Körner mit den Mitochondrien lassen sich auch zwei Beweise anführen. Erstens treten auch hier, wie wir dies in anderweitig beschriebenen Fällen der Spermiohistogenese gesehen haben, die Körner in einem gewissen Stadium zur Bildung eines Mitochondralkörpers zusammen, welcher seinerseits eine sekundäre Verbindung mit den Centralkörpern eingeht, indem er dieselben umfasst. Zweitens ist das Schicksal unserer Körner und das der Mitochondrien ein gleiches:

beide liefern das Material zur Bildung der Skelettfäden. Auf diesen letzteren Umstand wollen wir etwas näher eingehen.

Unsere Kenntnis über das Schicksal der Mitochondrien im gewöhnlichen Spermientypus lässt an Vollständigkeit viel zu wünschen übrig. Mit voller Sicherheit ist bis jetzt nur in wenigen Fällen (Mus musculus nach Benda (cf. Textfig. 5), Cavia cobaya und Paludina vivipara (cf. Textfig.) nach Meves (1902) die Bildung des das Verbindungsstück des Schwanzes umgebenden Spiralfadens aus den Mitochondrien festgestellt. In meiner im Biolog. Centralblatt 1903 erschienenen Arbeit suchte ich schon zu beweisen, dass wir in diesem Spiralfaden ebenfalls einen festen formbestimmenden Skelettfaden vor uns hätten, welcher ganz den Skelettfäden entspricht, deren Entwicklung aus den Mitochondrien wir weiter oben bereits für die Decapoden beschrieben haben. Ähnliche Skeletfäden wurden in einigen Fällen ebenfalls am Kopf, im Halse und im Hauptstück des Schwanzes konstatiert (vergl. oben, einleitende Bemerkungen). Soviel mir bekannt, hat sich niemand vorgenommen, den Ursprung dieser Spiralen festzustellen und die Annahme, dass dieselben sich stets aus den Mitochondrien bilden, erscheint mir gut annehmbar. Zwar bemerken Brown (1885) und Jensen (1887), dass der Spiralfaden des Hauptstückes des Schwanzes sich bei der Ratte den Farbstoffen gegenüber etwas anders verhält, doch kann man diesem Unterschied in der Färbung keine allzugrosse Bedeutung beimessen. Auf den die Maus betreffenden Figuren Bendas (Ergebnisse der Anat. und Entwick. Bd. 12, Fig. 2) ist die Mitochondralspirale des Verbindungsstückes des Schwanzes blau (wie auf den Präparaten), die Spirale des Kopfabschnittes dagegen rot gefärbt; doch wird letztere Spirale auf Fig. e von blauen Streifen eingefasst, das mich zur Annahme geneigt macht, die Frage über deren Entstehung sei dem Autor ebenfalls nicht völlig klar. Hier scheint, diese Frage liesse sich, im besondern in Bezug auf die Kopfspirale bei den Selachiern am besten durch Studium lebenden Materials lösen.

6. Die Entwicklung der Kernstrukturen.

Über die Entwicklung der Kernstrukturen in der Spermiohistogenese kann ich um so weniger berichten, als dieselbe wenig zur Lösung der vergleichend morphologischen Frage beiträgt. Aus

demselben Grunde bin ich auch nicht bemüht gewesen, einige Punkte durch geeignetere Färbungsmethoden aufzuklären.

In frühen Stadien, unmittelbar nach der Teilung erscheint der Kern wie ausschliesslich aus eng aneinander geschmiegten Chromosomen bestehend (Fig. 1 und 2, Taf. XXV). Doch ist dies augenscheinlich in bedeutendem Maße die Folge der Konservierung. Bei Galathea erweisen sich in jungen Spermatiden die Kerne meistens durch Hämatoxylin intensiv färbbar, wie dies aus Fig. 3—7, Taf. XXV ersichtlich; bei langer Entfärbung erscheinen die Kerne einförmig grau.

Hierauf beginnt ein höchst wichtiger Prozess, der mir als Verflüssigung des Kernes erscheint. Im Kerne bilden sich kugelförmige Vakuolen, die in lebenden Spermien deutlich sichtbar sind (Fig. 1 und 2, Taf. XXVII); häufig lassen sich dieselben auch an gefärbten Präparaten beobachten, wobei wir zuweilen so deutliche Bilder erhalten, wie dies auf Fig. 8, Taf. XXV, wiedergegeben ist, doch büssen diese Vakuolen meistens bei der Konservierung ihre kugelförmige Gestalt ein und das ganze Bild gewinnt wieder sein gewöhnliches Aussehen eines mit körnigen Chromatinansammlungen versehenen Lininnetzes (Fig. 9—13, Taf. XXV; Fig. 1—3, Taf. XXVI). Das Chromatin sammelt sich, wie dies besonders an den nach Biondi-Heidenhain gefärbten Präparaten hervortritt, allmählich unmittelbar an der Oberfläche an, wobei es hier häufig ein körniges (möglicherweise vakuolenähnliches) Aussehen gewinnt, oder sich zu einer ununterbrochenen Rindenschicht umgestaltet (Scyllarus). Im Kernzentrum macht sich in diesem Stadium in einigen Fällen (Pagurus, Homarus) ein besonderes Gebilde von rundlicher Form bemerkbar. Dieser „Nucleolus“ verhält sich den Farbstoffen gegenüber abweichend vom Basichromatin, doch ist seine Färbung nicht beständig, weshalb ich auch über seine Natur keine näheren Aufschlüsse geben kann.

Im reifem Spermium ist die Färbung des Kernes eine völlig gleichförmige; bei Anwendung von Methylgrün nach der Biondi-Heidenhainschen Methode färbt sich derselbe gleichmässig grün, wobei sich keinerlei innere Struktur feststellen lässt. Wenn ich auch in einigen Figuren (Fig. 10 a, Taf. XXVI u. a.) am Kopf eine feine netzartige Zeichnung wiedergebe, so muss dieselbe als zur Oberfläche gehörig aufgefasst werden; mir scheint, dass wir es hier nicht mit einer Kernstruktur, sondern mit einer

Struktur der Protoplasmahülle des Kopfes zu tun haben. Aus Fig. 24a und 24b, Taf. XXV (Portunus corrugatus) und teilweise auch aus Fig. 16, Taf. XXVI (Hummer), ist besonders klar ersichtlich, dass wir in diesen Strukturen nichts anderes als das durch die Konservierung ein wenig deformierte Netz der Kopfskelettfäden vor uns haben (vergleiche die lebenden Objekte Fig. 33, Taf. XXVII).

Für das wichtigste Resultat, zu dem wir auf Grund der eben angeführten Beobachtungen über die Entwicklung der Kernstrukturen gelangen, halte ich den Umstand, dass der Kerninhalt sich allmählich in eine flüssige Masse verwandelt und dass der Kern eines reifen Spermiums mit einer flüssigen Substanz angefüllt ist, welche dasselbe Verhalten den Farbstoffen gegenüber wie das Chromatin aufweist. Im übrigen liefern die besten, meiner Meinung nach, keinen Zweifel hinterlassenden Beweise hauptsächlich die Experimente, welche im zweiten Kapitel eingehender behandelt werden sollen. An und für sich bietet die Tatsache, dass der Kern ein solches, einem Flüssigkeitstropfen ähnliches Verhalten zeigt, nach den hochinteressanten Beobachtungen Albrechts (1903) nichts wunderbares mehr. Doch in der Spermiohistogenese wurde im Gegenteil bis jetzt meistens nur von einem „Festwerden“ des Kernes gesprochen.

7. Die Anordnung der Spermienabschnitte und deren Fortsätze.

Die für die Decapodenspermien so charakteristischen straffen unbeweglichen, oder wenigstens scheinbar unbeweglichen Fortsätze haben sich phylogenetisch innerhalb dieser Gruppe entwickelt und bilden daher ein spezifisches Merkmal derselben, weshalb sie für die Kenntnis der vergleichenden Morphologie der Spermien im allgemeinen keine Bedeutung haben. Um so grösser aber ist ihre Bedeutung innerhalb der Gruppe der Decapoden selbst, da der Hauptunterschied der Spermien der einzelnen Gruppen von Decapoden hauptsächlich eben in diesen Fortsätzen besteht.

Form, Grösse, Zahl und Anordnung der Fortsätze bei verschiedenen Arten ist schon mehrfach behandelt worden, weshalb ich auch nicht näher darauf eingehen werde, sondern den Leser direkt auf meine Figuren auf Taf. XXVII, XXVIII und XXIX verweise, wo viele Spermien mit grösserer Genauigkeit dargestellt

sind, als dies meine Vorgänger getan haben, was durch den Umstand zu erklären ist, dass ich meine Aufmerksamkeit mehr auf die Möglichkeit einer Formveränderung in Abhängigkeit vom osmotischen Druck richtete. Ich bemerke, dass die Zahl der Fortsätze eine höchst unbeständige ist und zwischen einem und zehn schwanken kann, wobei häufig innerhalb ein und derselben Art Abweichungen vorkommen. Besonders verbreitet ist die Zahl drei, und in diesem Falle ist dieselbe ziemlich beständig und für die Spermien verschiedener Macrura (M.-Edw.) (Galathea, Munida, Homarus, Palinurus) Pterygura (M.-Edw.) (fast sämtliche Paguridae), ebenso für die der Brachyura (M.-Edw.) (Dorippe, Ilia) und Apterura (M.-Edw.) (Homola, Dromia) typisch. Diese Zahl ist physiologisch wichtig; wie wir im dritten Kapitel sehen werden, haben diese Fortsätze eine orientierende Bedeutung: mit ihrer Hilfe nimmt das Spermium wie auf einem Dreifuss an der Eioberfläche eine bestimmte Stellung ein. In Anbetracht dieser Funktion ist es klar, weshalb die Zahlen eins und zwei nur verhältnismässig selten, ich möchte sagen als Anomalie (bei Dromia, Gebia, Callianassa u. s. w.), gleichzeitig mit der normalen Zahl drei vorkommen. Eine grössere Zahl kann gleichfalls in verschiedenen Gruppen vorkommen: so einerseits bei den meisten Brachyura (M.-Edw.), andererseits bei Astacus, Scyllarus, zuweilen auch bei Gebia und bei Callianassa. Zweifellos hat die Zahl der Fortsätze keinerlei systematische Bedeutung.

Alle Fortsätze entstehen meistens auf einer Höhe; doch kommt häufig neben dem Hauptkranz langer Fortsätze noch ein zweiter Kranz mit kürzeren Fortsätzen vor (Jnachus, cf. Fig. 41, Taf. XXIX). Dieser zweite Kranz ist gewöhnlich am äussersten Vorderende des Spermienkopfes gelegen. Was dagegen die Hauptfortsätze anbetrifft, so ordnen sich dieselben in verschiedenen Fällen verschieden an. Diese Verschiedenheit steht mit dem gegenseitigen Verhalten der drei Hauptabschnitte des Spermiums bei verschiedenen Arten in engstem Zusammanhange.

Bei allen von mir untersuchten Macrura und Pterygura (M.-Edw.) (Galathea, Munida, Paguridae, Homarus) behält auch das reife Spermium die bei allen Decapoden beobachtete Einteilung der Spermatide in drei Abschnitte bei und ist dieselbe, besonders bei Galathea und Munida (Fig. 8, 21—23,

Taf. XXVIII) dank ihrem langen Halse, welcher eine in die Augen fallende Schicht zwischen Kopf und Schwanzkapsel darstellt, besonders scharf ausgeprägt. Bei den Paguridae (Fig. 14, 17, 29, Taf. XXVII) und bei Homarus tritt der Hals ebenfalls hervor und ist zwischen dem vorn liegenden Kopf und der hinten liegenden Schwanzkapsel eingeschoben. Dagegen erweist sich die Schwanzkapsel bei Scyllarus (Fig. 38, 39, Taf. XXVII) als ein wenig in den Kopf hineinragend, welcher seinerseits zu deren Aufnahme eine trichterartige Ausbuchtung zeigt; eine ebenso trichterförmige Gestalt nimmt auch der Hals an; dank diesem Umstande verkürzt sich die Längsachse des Spermiums und seine Gestalt nähert sich der kugelförmigen. Ungefähr dasselbe Verhältnis zwischen Kopf, Hals und Schwanz finden wir auch beim Flusskrebs wieder, doch besonders stark ist dieses Einziehen der Kapsel und des Halses in den Kopf bei den Brachyura (M.-Edw.), den Apterura (M.-Edw.), ebenso bei Gebia und Callianassa ausgeprägt. Um sich ein klares Bild des Einziehungsprozesses der Schwanzkapsel in den Kern zu machen, kann ich nur empfehlen, die Fig. 22, 23, 24a, Taf. XXV, welche die Spermiogenese von Portunus corrugatus darstellen, miteinander zu vergleichen. Bei diesem Prozess bewahrt die Kapsel am besten ihre kugelförmige Gestalt. Der Kern flacht sich bedeutend ab, indem seine Dimensionen nach der Längsachse bis zum Minimum abnehmen, sodass der proximale Centralkörper gewissermaßen das vorderste Ende des Spermiums zu bilden scheint. Der Hals, der im reifen Spermium wohl kaum dieser Bezeichnung entspricht, stellt eine dünne Schicht dar, welche die Vorderhälfte der Kapsel umgibt, und als Scheidewand zwischen letzterer und dem Kopfe dient; nur am freien Rande entwickelt dieselbe eine ringförmige Verdickung. Nachdem wir uns so mit diesem Prozess bei Portunus bekannt gemacht haben, werden wir ohne Mühe das gegenseitige Verhältnis der einzelnen auf den Tafeln dargestellten Abschnitte reifer Spermien von Maja (Fig. 25, Taf. XXV) und anderen Brachyura (Taf. XXIX), ebenso wie von Dromia (Fig. 9, Taf. XXIX), Homola (Fig. 57, Taf. XXVIII) und Gebia (Fig. 41—43, Taf. XXVII) begreifen. Doch können wir uns bei Betrachtung dieser Zeichnungen auch davon überzeugen, dass es nicht leicht ist, die Grenze zwischen diesen einzelnen Abschnitten zu ziehen; besondere Schwierigkeiten bietet in diesem Sinne ohne

Färbung die Trennung der ringförmigen Anschwellung des Halses vom Kern.

Kehren wir nun zu den Fortsätzen zurück.

Wir können uns leicht davon überzeugen, dass die Fortsätze bei den Macrura (M.-Edw.) und Pterygura (M.-Edw.), deren Hals scharf abgegrenzt ist, diesem letzteren entspringen. Doch lässt sich diese Frage nicht so leicht für diejenigen Spermien lösen, deren Kapsel in den Kopf eingezogen ist. Auch in der Literatur stossen wir hier auf sich widersprechende Ansichten. Während die meisten Forscher keinen Zweifel hegen, dass sich alle Spermiumfortsätze homolog seien und folglich dem Halse ihren Ursprung verdanken, spricht Brandes (1897) die Meinung aus, dass dieselben in keinerlei Beziehung zu den Halsfortsätzen der Macrura (M.-Edw.) stehen, sondern Kern-, oder würden wir sagen, „Kopffortsätze“ darstellen; diese Annahme versucht Brandes mit Hilfe von Färbungsmethoden zu beweisen: die beste Kernfarbe — Methylgrün — färbt die Fortsätze der Brachyura (M.-Edw.) grün und lässt letztere bei den Macrura (M.-Edw.) ungefärbt.

Meine Beobachtungen stimmen mit denen Brandes völlig überein, wofür ich zweierlei Beweise anzuführen imstande bin. In erster Linie können wir uns bei Betrachtung der Entwicklungsgeschichte der Spermien davon überzeugen, dass die Fortsätze bei Galathea, Homarus und Pagurus (vergl. die Figuren auf Taf. XXV und XXVI) dem Halse, dagegen die von Portunus dem Kopfe (Fig. 23, 24a, Taf. XXV) ihren Ursprung verdanken. Besonders klar lässt sich dies an nach Biondi-Heidenhainscher Methode gefärbten Schnitten erkennen, auf denen der grellgrüne Kern sich scharf vom grellrot gefärbten Halse abhebt. Die Anwendung derselben Färbungsmethode beim Studium reifer Spermien an Totalpräparaten liefert uns den zweiten Beweis. Die Kopffortsätze der Spermien von Brachyura (M.-Edw.) und Apterura (M.-Edw.) färben sich grün, die Halsfortsätze der Macrura (M.-Edw.) und Pterygura (M.-Edw.) dagegen rosa (dank ihrem unbedeutenden Durchmesser nicht wie der Hals rot). Auf Taf. XXIX gebe ich eine Reihe nach dieser Methode gefärbter Spermien wieder; dieselben benötigen keiner weiteren Erklärung.

So kommen wir denn zum Schluss, dass die grossen von M.-Edwards festgestellten Gruppen der Decapoden durch

die Fortsätze ihrer Spermien charakterisiert werden können. Alle Brachyura und Apterura (eine Ausnahme ist mir nicht bekannt) besitzen ausschliesslich Kopffortsätze. Für die Macrura und Pterygura ist die Bildung von Halsfortsätzen in gleichem Maße bezeichnend. Die Gruppe der Natantia Boas (Caridae, M.-Edw.) zeichnet sich durch vollständiges Fehlen von Fortsätzen aus, da ihr einziger spitzer und straffer Fortsatz die veränderte Schwanzkapsel repräsentiert.[1])

Nachdem wir diese vergleichend-morphologisch für die Decapodenspermien höchst wichtige Tatsache festgestellt haben, müssen wir uns nun der Frage über das gegenseitige Verhältnis der Kopf- und Halsfortsätze zuwenden: ob dieselben denn wirklich nur analoge Organe darstellen, oder ob eine Möglichkeit vorliegt, ihre Homologie festzustellen und die einen von den anderen herzuleiten.

Bei Beobachtung des Baues lebender, besonders aber mazerierter Spermien, ebenso wie der Entwicklung der Spermatiden, besonders an lebenden Objekten, gelangen wir zur Überzeugung, dass den Hauptbestandteil eines Fortsatzes ein mitochondraler Skelettfaden, resp. ein ganzes Bündel solcher Fäden bilden. Wenn während des Entwicklungsprozesses der Spermatide diese festen Skelettfäden mit ihren freien Enden aus dem Zellkörper hervortreten, so ziehen sie die ihnen dank der Adhäsion anhaftenden flüssigen Bestandteile nach sich. Wenn sich nun die Fortsätze auf diese Weise in der Halsgegend bilden, so haftet ihnen beim Hervortreten der Skelettfäden das die Mitochondralkörner untereinander verbindende Cytoplasma an; wenn dagegen die Fortsätze in der Kopfgegend ihren Ursprung nehmen, so ziehen die Mitochondralfäden die flüssige Kernsubstanz — das Chromatin — nach sich. Es scheint mir genügend, statt eine eingehende Schilderung dieses Prozesses zu geben, auf meine Zeichnungen hinzuweisen. Fig. 9—10, Taf. XXVII, Fig. 25—32 und 51—57, Taf. XXVIII.

[1]) Übrigens sind meine Beobachtungen über die Cariden nicht sehr vollständig und betreffen ausschliesslich Lismata seticaudata, Sicyonia sculpta und Penaeus membranaceus (Fig. 7 und 8, Taf. XXIX).



In reifen Spermien werden die Skelettfäden der Fortsätze häufig durch die Mazeration freigelegt. Wenn sie an lebenden Spermien unter normalen osmotischen Bedingungen, z. B. in Seewasser, nicht sichtbar sind, so treten sie zuweilen unter Einwirkung von einer Lösung von höherem osmotischen Druck, welche die Zelle eines Teiles ihres Wassers beraubt und so das Zusammenfallen ihres flüssigen Inhaltes herbeiführt, wie die Rippen an einem abgemagerten Körper, hervor. Auf diese Weise können wir uns davon überzeugen, dass häufig nicht ein, sondern eine ganze Reihe von Skelettfäden Bestandteile der Fortsätze bilden; und zwar hat dies sowohl für die Kopf- (Maja, Fig. 30—32, Taf. XXVIII), als auch für die Halsfortsätze Gültigkeit (Eupagurus, Textfig. 12). Diese Fäden zeigen, wiederum sowohl in Kopf- als auch in Halsfortsätzen, die Tendenz Spiralwindungen zu bilden (Galathea, Fig. 14, Taf. XXVIII).

Im fünften Abschnitt des Kapitels kamen wir zu dem Schluss, dass die Kopfmitochondrien und die des Halses identisch seien; jedenfalls können die Fäden der Halsfortsätze unmittelbar in die Kopffäden übergehen. In Anbetracht dieses Umstandes wird der uns anfangs so scharf erschienene Unterschied zwischen Hals- und Kopffortsätzen teilweise aufgehoben und können wir die Annahme, diese Gebilde seien einander homolog, im vollen Umfange gelten lassen. Auch erscheint mir die Hypothese von der Ableitung der Kopffortsätze der Apterura- und Brachyuraspermien von den Halsfortsätzen der Macruraspermien als durchaus wahrscheinlich.[1]

Dabei erlitten die Skelettfäden der Fortsätze bei der Formveränderung der Spermien und bei Verkürzung des Halses eine Verschiebung aus der Halsgegend in die des Kopfes und fingen allmählich an, in der Histogenese statt des Protoplasmas des Halses den flüssigen Kerninhalt nach sich zu ziehen. Eine solche Verschiebung der Mitochondralfäden vom Halse zum Kopf hat umsomehr Wahrscheinlichkeit für sich, als die die Körner einschliessende Protoplasmahülle sowohl im Halse als auch im Kopf ein ununterbrochenes Ganzes bildet. Mir scheint das Bestreben gewisse Übergangsformen zwischen Hals- und Kopffortsätzen (wenn auch

[1]) Ein entgegengesetzter Entwicklungsgang ist natürlich auf Grund allgemeiner phylogenetischer Betrachtungen unzulässig.

auf experimentalem Wege) zu entdecken, könnte vielleicht von Erfolg begleitet sein. Es liegt nämlich, wie ich dies im zweiten Kapitel beweisen werde, in unserer Macht, durch Veränderung des osmotischen Druckes im umgebenden Medium ein Hervortreten oder Einziehen der Fortsätze herbeizuführen, wobei sie sich je nachdem ausstrecken oder zusammenhalten, der flüssige Inhalt aber den Fortsatz mehr oder weniger anfüllt. Für das Gelingen des Experimentes wäre die Entdeckung von Spermien solcher Arten nötig, deren Hals sich bei Vorhandensein von Kopffortsätzen durch eine mehr als gewöhnlich, bei Vorhandensein von Halsfortsätzen durch eine weniger als gewöhnlich starke Entwicklung auszeichnet. Ich hatte nicht Gelegenheit, solche Spermien zu entdecken, doch sehe ich nicht ein, weshalb dies einem anderen Forscher nicht glücken sollte. In diesem Falle würde es möglicherweise gelingen, wenn sich die Fortsätze unter schwächerem osmotischen Druck des umgebenden Mediums angefüllt hätten, die Bildung von zweierlei Fortsätzen herbeizuführen, deren einer Teil sich bei Anwendung der Biondi-Heidenhainschen Methode rosa, deren anderer sich grün färben würde.

Die Hypothese vom allmählichen Übergang der Halsfortsätze in die des Kopfes bietet insofern umsomehr Vorteile, als wir bei ihrer Anwendung nicht genötigt sind, eine nähere Erklärung des physiologischen Sprunges in der Phylogenese, wo ein und dieselbe „Orientierungs-Funktion“ von den einen Fortsätzen zu den anderen übergeht, zu suchen. Auch ist somit das Vorkommen der für die meisten Macrura (M.-Edw.) charakteristischen Zahl drei, wenn wir Homola und Dromia als Mittelglieder anerkennen, auch bei den Brachyura (M. Edw.) verständlich.

8. Die Entwicklung der Schwanzkapsel.

Ähnlich den Fortsätzen bildet auch die Schwanzkapsel ein ausschliessliches Merkmal der Decapodenspermien, und mir ist kein Gebilde in den Spermien anderer Formen bekannt, welches man als der Schwanzkapsel entwicklungsgeschichtlich gleichbedeutend auffassen könnte; es ist selbstverständlich, dass sich von der Lage dieser Kapsel im Schwanzstück noch nicht auf irgend ein Verhältnis derselben zu den Schwanzfäden oder -membranen im gewöhnlichen Spermientypus schliessen lässt.

Andererseits kann die Kapsel nicht die Rolle eines Organs spielen, welches uns, wie die Fortsätze, zur Feststellung der vergleichenden Morphologie der Spermien innerhalb der Decapodengruppe Nutzen wäre. Wenn wir von dem bezeichnenden Einziehungsprozess der Kapseln den Kopf, welcher übrigens auf den Bau der Kapsel selbst keinerlei Einfluss ausübt, absehen, so bietet nur die eigenartige Entwicklung der Kapsel bei den Caridae in vergleichend-morphologischem Sinne ein Interesse. In Anbetracht dieses will ich mich hier bei Beschreibung der Entwicklung der Kapsel kurz fassen.

Die Kapselkörner, aus denen sich später die Kapsel entwickelt, lassen sich besonders schön an den lebenden Spermatiden der Paguridae beobachten. Hier fallen schon in den Spermatocyen erster Ordnung grosse glänzende Vakuolen auf, die den Zellkörper anfüllen. In der Spermatide fangen dieselben nach und nach an zusammenzufliessen und so mehrere grosse Tropfen zu bilden, die sich alle endlich zu einen einzigen Tropfen vereinigen (Fig. 2—4, Taf. XXVII). Auf Schnitten sehen wir Körner, die sich bei Anwendung der Eisen-Hämatoxylinmethode nach entsprechender Entfärbung gelb, bei Bordeaux-Vorfärbung rot tingieren. Durch Zusammenfliessen bilden diese Körner den Kapselkörper, welcher den hinteren Abschnitt der dreiteiligen Spermatide ausfüllt (Fig. 3, Taf. XXVI).

An lebenden Spermatiden (Fig. 5, Taf. XXVII) hat dieser Abschnitt anfangs das Aussehen eines glänzenden, kugeligen, und wie wir gesehen haben, von einer Plasmamembran umgebenen Tropfens. Bald verändert der Tropfen jedoch durch Ausstülpung der Längsachse nach seine Form. Mit dem Formveränderungsprozess steht die Bildung einer festen Hülle, welche sich allmählich an der Oberfläche des Kapseltropfens entwickelt, in Zusammenhange. Dieses ist auch klar aus den Schnitten ersichtlich (Fig. 9 u. folg, Taf. XXV u. Fig. 4—7, Taf. XXVI). Der Inhalt bewahrt seinen flüssigen Zustand und hier entwickelt sich in einigen Fällen, den von vorn in die Kapsel eindringenden hinteren Centralkörper umgebend, ein aus eigenartig färbbarer Substanz bestehendes „Polster“, wie wir es nennen wollen, welches im Centrum eine zur Aufnahme des Centralkörpers bestimmte Öffnung aufweist (Galathea, Fig. 9 u. folg., Taf. XXV). In anderen Fällen lässt sich die Bildung eines Polsters nicht nachweisen, und die

entsprechend färbbare Substanz verteilt sich auf den ganzen Inhalt der Kapsel.

Ein interessanter Prozess führt zur Bildung des den hinteren Centralkörper umgebenden inneren Kapselröhrchens. Während der Kapselkörper noch seine kugelige Gestalt beibehält, gleitet von der Halsgegend her ein glänzendes Tröpfchen die äussere Seitenfläche entlang und nimmt den Platz an dem im Verhältnis zur Längsachse, hintersten Ende der Spermatide ein (Fig. 5—6, Taf. XXVII). Wenn an der lebenden Spermatide der nach hinten wachsende distale Centralkörper anfängt sich anzudeuten, vergrössert sich das Tröpfchen allmählich und wächst dem Centralkörper entgegen. Bei der Begegnung, welche mir einmal an einem lebenden Objekt zu beobachten glückte, umfliesst das Schwanztröpfchen schnell von aussen den Centralkörper und bildet so ein Röhrchen um denselben. In diesem inneren Röhrchen der Kapsel differenzieren sich späterhin mehrere Abschnitte; ihr Bau soll im dritten Kapitel genauer behandelt werden, wenn wir auf die physiologische Bedeutung der Kapsel zu sprechen kommen.

Eine ähnliche Entwicklung des inneren Röhrchens aus dem Schwanztröpfchen lässt sich ausser bei den Paguridae auch an lebenden Spermatiden der Krabben und des Hummers beobachten. Bei letzterem lässt sich dieser Vorgang auch nach Schnitten verfolgen (Fig. 11—15, Taf. XXVI). Auf Fig. 2 können wir die noch kugelige, doch schon mit einer ausprägten Hülle versehene Kapsel erkennen. Das in radialer Richtung zusammengedrückte intensiv gefärbte Schwanztröpfchen ist auf halbem Wege zum Hinterende der Achse stehen geblieben. Auf Fig. 12 hat es sein Ziel bereits erreicht und zeigt eine deutlich kugelige Form; es lassen sich zwei Schichten in seiner Substanz erkennen, das Hinterende wird durch eine sich stärker, das vordere schwächer tingierende Substanz gebildet. Auf Fig. 13 hat schon die Berührung zwischen dem Vorderabschnitt des Tröpfchens mit dem distalen Centralkörper stattgefunden und weiterhin können wir die allmähliche Differenzierung des inneren Röhrchens verfolgen.

Das Schwanztröpfchen hat augenscheinlich denselben Ursprung wie die ganze Kapsel und entsteht durch Zusammenfliessen einer Reihe von Schwanzkörnern. Übrigens tingiert es sich in einigen Fällen, besonders bei den Krabben, im Gegensatz zu dem, was

wir bei den Körnern beobachten, ausserordentlich intensiv und bildet insofern augenscheinlich das Produkt einer chemischen Umwandlung letzterer.

Im reifen Spermium besteht die äussere Kapselhülle und das innere Röhrchen aus Chitin. Wenn wir die Testikel, Samenleiter oder aber das Receptaculum seminis der Krabben in Ätzkali kochen, so erhalten wir als Rest die völlig unversehrten Kapseln mit ihren inneren Röhrchen. Ich kochte meistens in Probierzylindern in schwacher Laugelösung, welche durch längeres Kochen (häufig bis zu einer Stunde) konzentriert wurde. Den Bodensatz spülte ich in leicht mit Eisessig angesäuertem Wasser aus, färbte das Chitin der Kapsel auf Rat des Prof. P. Mayer (Neapel) mit Pyrogallol und stellte so Dauerpräparate in Glyzerin oder Kanadabalsam her. Mir scheint das Verhalten Laugen und schwachen Säurelösungen gegenüber ein genügend überzeugender Beweis dafür zu sein, dass wir es hier mit wirklichem Chitin zu tun haben. Übrigens ist dies in keiner Weise besonders wunderbar, da wir die Spermien in histologischer Beziehung zu den Epithelialgeweben rechnen müssen; wenn dieselben nun in vielen Fällen, ähnlich den Epithelzellen, an ihrer freien Oberfläche Geisseln hervorzubringen imstande sind, so wäre es nicht einzusehen, weshalb sie nicht auch in anderen Fällen Chitin aussonderen könnten.

Vom vergleichend - morphologischen Standpunkte ist die Bildung des Chitins in der Kapsel von grossem Interesse. Wir können aus dieser Tatsache die Schlussfolgerung machen, dass man die Kapsel selbst als ausschliessliche, nur dieser Gruppe eigene, Errungenschaft der Decapoden ansehen könne und dass wir folglich der Notwendigkeit, im gewöhnlichen Spermientypus den Kapselkörnern homologe Gebilde zu entdecken, enthoben seien. Man könnte ja eventuell den Versuch machen, Homologa in der Gruppe der Arthropoden aufzufinden; ich glaube aber nicht, dass das Chitin in der Zelle neben einer Geissel vorkommen könne.

Wie ich oben bereits bemerkte, charakterisieren sich die Spermien der Caridae durch eine eigenartige Entwicklung der Chitinkapseln. In der dreiteiligen Spermatide stellt die Kapsel

auch hier eine kugelige Blase dar, doch verändert sich ihre Form nach und nach, und während die vordere, dem durch die dünne Halsschicht abgetrennten Kopf anliegende Hälfte breiter und flacher wird, wird die hintere Hälfte der Kapsel wesentlich dünner und streckt sich in die Länge. An der erwachsenen Kapsel bildet letztere einen auf einer Chitinschale, in welcher der Kern ruht, sitzenden chitinosen Stachel (cf. Fig. 7—8, Taf. XXIX).

9. Schlussfolgerungen.

Das wichtigste Resultat dieses Kapitels bildet die Feststellung der morphologischen Orientierung der Decapodenspermien. Im Gegensatz zu der gewöhnlich verbreiteten Auffassung hat die Kapsel in morphologischer Beziehung nichts mit dem Perforatorium gemeinsames, sondern bildet den hinteren oder Schwanzabschnitt. Und wir können uns davon überzeugen, dass eigentlich nicht ein einziger exakt wissenschaftlicher Beweis zugunsten der früheren Anschauung geliefert worden ist. Niemand hat die Bewegung der Spermien mit der Kapsel voraus oder die Durchbohrung der Eihülle durch die Kapsel beobachten können. Auch ist von niemanden ein morphologischer oder physiologischer Beweis zugunsten der Ansicht angeführt worden, dass die Kapsel die Rolle eines „Spiesses“, die Fortsätze aber die der „Widerhaken“, d. h. solcher Organe, deren Vorhandensein am Vorderende des gewöhnlichen Spermientypus leicht zu erkennen ist, spielen.

Ich kann mir nicht vorstellen, dass jemand, nach Erwähnung der oben beschriebenen Tatsachen, noch ernstlich an der Richtigkeit meiner Anschauung zweifeln könne. Könnte man z. B. annehmen, dass die Centralkörper, dem üblichen Entwicklungsgange zuwider, hier sekundär zum Vorderende übergehen? Mir scheint dies völlig unzulässig: eine solche Hypothese stände mit vielen Tatsachen in Widerspruch und wäre in Ermangelung irgend welcher Beweise völlig unhaltbar. Die von mir beschriebene Wanderung der Centralkörper z. B. lässt sich in keiner Weise als Beweis aufstellen, da ähnliche Tatsachen, wie wir gesehen haben, auch in anderen Fällen der Spermiogenese erwiesen wurden. Freilich sind uns Fälle bekannt, wo die Centralkörper in der Phylogenese einer Verschiebung vom hinteren zum vorderen Ende des Spermiums unterworfen sind, so bei vielen Pflanzen und von Tieren bei Bombinator; bei den Teleostei bleiben

die Centralkörper auf der Mitte ihrer Bahn an der Seite des Spermiums stehen. Am besten von diesen anormalen Spermien, deren Geisseln am Vorderende entspringen, sind wir über Bau und Entwicklung derjenigen von Bombinator, dank den Untersuchungen Bromans (02, cf., Textfig. 8), aufgeklärt. Wir sehen, dass Centrotheken und Centralkörper hier sich nicht nach verschiedenen Richtungen den entgegengesetzten Kernpolen zu bewegen, sondern nebeneinander am künftigen Vorderende des Spermiums liegen bleiben, und dass der Achsenfaden des Schwanzes an der Grenze zwischen dem sich aus der Centrotheke bildenden Perforatorium und dem Kern seinen Anfang nimmt, doch auch unter solchen Umständen bleibt die Orientierung der Centralkörper im Verhältnis zur Spermienachse dieselbe, was uns die Benennungen des proximalen und distalen Centralkörpers beizubehalten das Recht gibt, nur sind diese Beziehungen nicht im Verhältnis zum Kern, welcher bei Bombinator zur Seite geschoben erscheint, sondern zur Spermiumachse aufzufassen. Es kann kein Zweifel herrschen, dass nichts ähnliches bei den Decapoden vorkommt: sowohl der Kern, als auch der proximale und distale Centralkörper liegen hier genau auf der Spermiumachse; folglich lässt sich auch von diesem Standpunkte aus die chitinöse Kapsel nicht als Perforatorium auffassen, sondern wir müssen zugeben, dass wir es hier wirklich mit einem dem Schwanze homologen Gebilde zu tun haben.

Auch vom histogenetischen Standpunkt hat die Schwanzkapsel nichts mit dem Perforatorium gemeinsames. Die Kapselkörner, welche bei den Paguridae glänzende Tröpfchen darstellen, und, im Körper der Spermatocyten erster und zweiter Ordnung und der Spermatiden zerstreut in keinem Stadium in irgend welcher Beziehung zu den Centralkörpern stehen, wird, natürlich, niemand als der Centrotheke homolog bezeichnen wollen.

Bis jetzt war ich bestrebt die Homologie ausschliesslich auf Grund morphologischer Daten ohne die Physiologie zu berühren, festzustellen und dies ist natürlich der wichtigste Weg dazu. Im dritten Kapitel der gegenwärtigen Arbeit führe ich solche Tatsachen an, welche auch in diesem Sinne zugunsten der obigen Erwägungen sprechen.

Wenn ich mich auch nicht rühmen kann, den normalen Befruchtungsprozess beobachtet zu haben, so ist doch genug

Grund für die Annahme vorhanden, dass das Spermium mit dem Kopf voraus in das Ei eindringt, die Chitinkapsel dagegen zurückbleibt und die so charakteristische Explosionsbewegung bedingt, an der auch der distale Centralkörper Anteil nimmt, und durch welche der Kopf des Spermiums in das Ei hineingestossen wird.

So können die folgenden Schlussfolgerungen als festgestellt gelten. Die drei Abschnitte, aus denen das Decapodenspermium besteht, entsprechen dem Kopf, Hals und Schwanz des gewöhnlichen Spermientypus. Dem Kopf fehlt ein Perforatorium; der Hals enthält den proximalen Centralkörper und die den distalen Centralkörper enthaltende Schwanzkapsel hat sich phylogenetisch durch Funktionswechsel aus der Geissel entwickelt.

Alle uns bis jetzt bekannten Decapodenspermien lassen sich unter einem gemeinsamen Namen als Spermia vesiculifera vereinigen (Vesiculum = Blase, Kapsel) und den mit Geisseln versehenen Spermien den S. flagellifera gegenüberstellen; diese Bezeichnungen veranschaulichen deutlich den lediglich in der abweichenden Entwicklung des Schwanzabschnittes bestehenden Unterschied dieser beiden Spermientypen.

Wenn wir uns die Herleitung der Spermia vesiculifera von den Spermia flagellifera zum Ziele setzen wollten, so müssten wir uns zu diesem Zweck einerseits dem genauesten Studium der Spermien derjenigen Decapodengruppen widmen, welche vom vergleichend-anatomischen Standpunkt aus als die ältesten zu betrachten sind, andererseits aber nur dem Studium anderer Malacostraca, in welchen die vergleichenden Anatomen die nächsten Verwandten und Vorfahren der Decapoden erblicken wollen, zuwenden. Von den zwei grossen Gruppen, in die Boas die Decapoden einteilt, behalten die Natantia eine grössere Anzahl primitiver Merkmale bei und stehen schon, dank der pelagischen Lebensweise der meisten Vertreter dieser Gruppe, dem gemeinsamen Ursprung näher, als dies bei den Reptantia der Fall ist. So unvollständig meine, die Spermien der Krevetten-Natantia berührenden Beobachtungen auch sein mögen, so lässt sich doch, wenn wir noch die diesbezüglichen Hinweise in der Literatur hinzunehmen, sagen,

dass den zwei Hauptgruppen der Decapoden auch zwei Typen von Spermia vesiculifera entsprechen, wobei man den Spermientypus der Natantia im Vergleich zu dem der Reptantia, als den primitiveren auffassen kann. Soviel mir bekannt, sind an keinem Krevettenspermium Hals- oder Kopffortsätze beobachtet worden, während das Vorhandensein der einen oder anderen Fortsätze für die Spermien der Reptantia durchaus bezeichnend ist. So können wir denn die Spermia vesiculifera in zwei Typen einteilen: in S. anacantha (ἄκανθα = Stachel, Dorn) und in S. acanthina; letztere verdanken natürlich ersteren ihre Entstehung.

Man könnte geneigt sein zu glauben, dass die Bezeichnung Anacantha für die Spermien der Natantia keine glücklich gewählte sei, da die Bildung eines Stachels für dieselben besonders charakteristisch ist; doch im achten Abschnitt des Kapitels haben wir bereits gezeigt, dass dieser Stachel der umgewandelten Kapsel seinen Ursprung verdankt und so, folglich, im Gegensatz zu den echten Fortsätzen der Reptantia, dem Schwanzabschnitt entspricht. Wenn wir z. B. das auf Fig. 8, Taf. XXX dargestellte Spermium von Sicyonia sculpta mit dem Spermium eines beliebigen Knochenfisches, z. B. mit dem von Zoarces viviparus (Ballowitz 1890, Taf. XL, Fig. 52) vergleichen, so können wir uns von einem Unterschied in der Schwanzlänge, abgesehen von einer auffallenden Ähnlichkeit, überzeugen. Man kann sagen, dass die Natantia Spermien mit chitinisierten Geisseln besitzen.

Als die nächsten Verwandten der Decapoden unter den niederen Malacostraca werden gewöhnlich die Schizopoda und speziell die Euphausiacea anerkannt (cf. Boas, 1883 und Overton in Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. V, Abt. II, p. 1310 und folgende). Unter den Schizopoda stossen wir bei Mysis auf typische Spermia flagellifera; bei Euphausia stellen dieselben kugelige Zellen ohne Geissel dar. Übrigens sind weder die einen, noch die anderen daraufhin mit Zuhülfenahme neuester Methoden untersucht worden; besonders lassen unsere Kenntnisse der Spermien von Euphausia (Sars, 1868) an Vollständigkeit viel zu wünschen übrig. Es ist wohl kaum zweifelhaft, dass der Verlust einer Geissel bei Euphausia erst als sekundäre Erscheinung zu betrachten wäre und dass das Studium der Spermiohistogenese möglicherweise zur Auffindung von Geisselderivaten in einer oder

der anderen Form führen könnte und so zur Aufklärung der Frage, ob hier der Verlust der Geissel nicht etwa mit der Aussonderung von Chitin im Zusammenhange steht, dienen könnte. Trotzdem ich daher die Spermien von Euphausia als schwanzlos — Ecaudata — bezeichne, lasse ich doch die Anwendbarkeit dieser Bezeichnung als zweifelhaft dahingestellt sein: möglicherweise kommt der Schwanz hier doch auf die eine oder andere Art zum Ausdruck. In dieser Beziehung kann das Fehlen einer Geissel bei Euphausia, als ausserordentlich charakteristische Tatsache, ein grosses Interesse bieten, obwohl die Annahme wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, dass die S. ecaudata als Mittelglied in die phylogenetische Reihe Spermia flagellifera-Spermia vesiculifera eingeschoben waren, d. h. mit anderen Worten, dass der Bildung solcher mit Schwanzstacheln versehener Formen, wie wir dies bei den Natantia beobachtet, erst ein gänzlicher Verlust der Geissel vorausgegangen sei.

Wenn wir zur Phylogenese der Spermien in der Gruppe der Reptantia übergehen, so können wir uns in erster Linie von der höchst wichtigen Bedeutung, welche dem Unterschied zwischen Hals- und Kopffortsätzen zukommt, überzeugen. Die mit Halsfortsätzen versehenen Spermien können wir als Spermia deracantha, die mit Kopffortsätzen als S. cephaclacantha bezeichnen. Letztere sind für drei Gruppen der Reptantia (nach System Overton, l. c.) bezeichnend, nämlich für Dromiidea, für Oxystomata und für Brachyura. Es lässt sich wohl kaum bezweifeln, dass diese Gruppen in engster genetischer Beziehung zu einander stehen und dass man dieselben sämtlichen übrigen Reptantia gegenüberstellen kann. Bouvier (1897) rekonstruiert auf Grund vergleichend-anatomischer und paläontologischer Fakten das Bild der Phylogenese dieser Gruppe von primitiveren Reptantia. Im siebenten Abschnitt des Kapitels haben wir gesehen, dass auch die vergleichende Morphologie der Spermien die nämlichen Resultate ergibt. Es ist Grund genug für die Annahme vorhanden, dass die Spermia cephalacantha ihren Ursprung von den S. deracantha ableiten, indem die an den Mitochondralfäden befestigten Fortsätze allmählich ihre Stellung in der Halsgegend zugunsten der Kopfgegend aufgaben.

Ausser dem Charakter der Fortsätze können wir Klassifikation der Reptantiaspermien das gegenseitige Verhältnis

der Spermiumabschnitte zugrunde legen. Auch hier können wir zwei Typen unterscheiden. Den ersten Typus bilden die Spermien mit eingezogener Kapsel — S. contracta, deren Kapsel in den durch eine Halsschicht getrennten Kern eingezogen ist, wodurch das ganze Spermium die Gestalt einer mit Fortsätzen versehenen Kugel annimmt. Zum zweiten Typus gehören die S. erecta, deren Hals, Kopf und Kapsel in eine Linie angeordnet und deutlich unterscheidbar sind. Diese zwei Typen entsprechen auch durchaus der von Overton hergestellten Einteilung. Einerseits lassen sich S. erecta bei den Paguridae (Eupagurus, Pagurus, Paguristes und Clibanarius) und den Galatheidea (Galathea, Munida, Porcellana nach Grobben) nachweisen, andererseits aber sind die S. contracta, denen einige Autoren sämtliche Spermia cephalacantha zuzählen, für die Loricata (Scyllarus und Palinurus), die Thalassinidea (Gebia, Callianossa) und endlich für den einzigen in dieser Beziehung erforschten Vertreter der Nephropsidea — den Flusskrebs — charakteristisch.

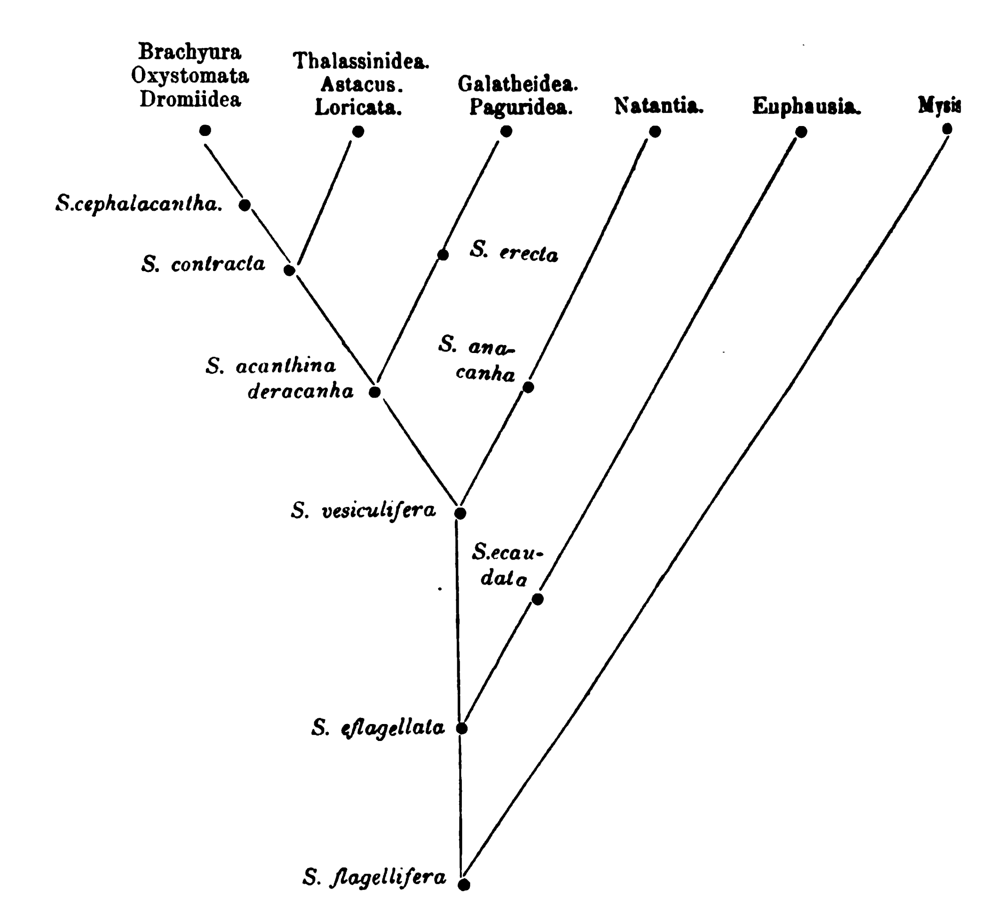
Es lässt sich schwer feststellen, welche der beiden Typen, Spermia erecta oder Spermia contracta, man als die primitiveren auffassen kann. Es wäre natürlich, die Spermia erecta, die auch in Anbetracht des gegenseitigen Verhältnisses ihrer Abschnitte den Spermia flagellifera sowohl, als auch den S. anacantha, der Krevetten, näherstehend zu betrachten sind, als die weniger spezialisierten zu bezeichnen. Eine solche Annahme hätte viel Wahrscheinlichkeit für sich, wenn nicht die Verteilung dieser beiden Spermientypen in den systematischen Gruppen einigen Zweifel erwecken würde, da nämlich die Paguridea und Galatheidea im Vergleich zu den Loricata, besonders aber zu den Nephropsidea als jüngere Gruppen aufgefasst werden. Doch ist dies einerseits „nur eine Voraussetzung, welche keinerlei direkte paläontologische Beweise für sich hat und deren Wahrscheinlichkeit nur auf Grund des Gesamteindruckes, den die Organisation dieser Decapoden macht, anerkannt wird“. (Overton, l. c., p. 1317.) Andererseits sind uns aber von allen Nephropsidea, welche für unsere phylogenetischen Anschauungen eine besonders wichtige Bedeutung erhalten, da dieselben als „Ausgangspunkt sämtlicher übrigen Reptantia zu betrachten sind“, abgesehen vielleicht von den Eryonidae und Loricata, nur über die höchst eigenartigen Spermien des Flusskrebses aufgeklärt, welcher

augenscheinlich, dank seiner Übersiedelung aus dem Meer ins Süsswasser, eine einschneidende Veränderung erfahren hat. Daher scheint mir auch die Ableitung der Spermia erecta von den S. contracta ausserordentlich wenig wahrscheinlich und in der weiter unten angeführten phylogenetischen Tabelle bestehe ich auf dem selbständigen Ursprung beider Gruppen oder, um mich genauer auszudrücken, fasse ich die S. contracta als sekundäre Veränderung auf und will nur die Anerkennung ihrer Ableitung von den uns bekannten S. erecta der Paguridae und Galatheidae vermeiden.

Die beigefügte Tabelle hat den Zweck, den Entwicklungsgang der Decapodenspermien, natürlich nur in grossen Zügen, zu veranschaulichen, und sie soll mehr als Material zur Prüfung und weiteren Bearbeitung der Frage dienen. Es lag auch keineswegs in meiner Absicht, die vergleichende Morphologie der Gruppe der Decapoden in all ihren Einzelheiten auszuarbeiten; hierzu sind zu wenig Arten von mir darauf hin untersucht worden, besonders lassen meine Beobachtungen innerhalb so interessanter Gruppen wie die der Natantia und Nephropsidea viel an Vollständigkeit zu wünschen übrig. Von den Seevertretern letzterer Gruppe ist der im Norden so gemeine Nephrops norwegicus im Mittelländischen Meer selten; im Laufe meines im ganzen ungefähr einjährigen Aufenthaltes in Neapel und Villafranca bot sich mir nicht ein einziges Mal Gelegenheit, diese Art zu untersuchen. Die ausserordentlich primitiven Eryonidea sind für das Studium schwer zugänglich, da sämtliche Vertreter derselben zur Tiefseefauna gehören. Es existiert ausserdem noch eine aussereuropäische Gruppe, die der Hippidea, deren Spermien mir ebenfalls völlig unbekannt blieben.

In Anbetracht aller eben erwähnten Umstände bin ich der Ansicht, dass der Forscher, welcher seine spezielle Aufmerksamkeit der Phylogenese der Decapodenspermien zuwenden würde, noch ein weites Feld für künftige Untersuchungen vor sich hätte. Und wenn ich, trotz der wenigen mir bekannten Tatsachen, doch mein Augenmerk auf diese Frage richte, so geschah dies lediglich zu dem Zweck, um zu beweisen, dass wir in der vergleichenden Cytologie uns derselben Methoden bedienen und dieselben Aufgaben stellen können, wie im Gebiet der vergleichenden Anatomie. Bei Feststellung der Homologie zwischen dem Kapselabschnitt

der S. vesiculifera und der Geissel der S. flagellifera sind wir auf dieselbe Weise wie die Anatomen bei Gegenüberstellung der Walflosse der menschlichen Hand oder dem Vogelflügel verfahren. Als wir die Unterschiede zwischen den Halsfortsätzen der S. deracantha und den Kopffortsätzen der S. cephalacantha be-



handelten, wiesen wir darauf hin, dass diese Organe in keinem Falle als homolog, sondern lediglich als analog angesehen werden mussten, wie dies z. B. bei den Flügeln des Vogels, des Pterodactyls und der Fledermaus der Fall ist. Und sowohl in letzterem Falle, als auch bei den Spermien der Decapoden, haben wir gesehen, dass diesen nur analogen Organen homologe Strukturen zu Grunde

liegen: in ersterem Falle die Mitochondralfäden, in letzterem das Skelett der vorderen Extremität. Endlich haben wir uns davon überzeugen können, dass wir uns mit nicht weniger Berechtigung zur Feststellung der Phylogenese vergleichend-cytologischer Daten bedienen können, wie zu diesem Zweck die vergleichende Anatomie eines beliebigen Organes zu Hülfe zu nehmen. Das Studium der Spermien ausschliesslich von Dromiidea und Paguridea würde genügen, um sich davon zu überzeugen, in welch einen groben Fehler Milne-Edwards verfallen ist, als er diese beiden Gruppen in eine — die Anomura vereinigte und dieselbe den Macrura und Brachyura entgegenstellte. Diese Tatsachen erscheinen mir genügend beweiskräftig, um die Irrigkeit der Ansicht, die Cytologie könne nie zu einer vergleichend-morphologischen Wissenschaft werden, zu zeigen.

Kapitel II.

Biophysikalisches.

1. Einleitende Bemerkungen.

Der Inhalt dieses Kapitels ist bereits in dem Vorwort berührt worden. Die erste Frage, die an den Biologen herantritt, welcher das Leben der Zelle mit den physikalischen Gesetzen in Einklang zu bringen sucht, ist die Frage vom Aggregatzustande des Protophasmas. Stellt das Protoplasma eine feste oder eine flüssige Substanz dar? In dieser Beziehung gehen die Ansichten der Biologen weit auseinander, da das Protoplasma zweifellos die Merkmale sowohl fester als auch flüssiger Körper aufweist. Der Hauptunterschied des festen Aggregatzustandes vom flüssigen, der Unterschied, durch welchen sämtliche übrigen bedingt werden, besteht in dem Widerstande, den ein jeder feste Körper einer Deformation durch Entwickelung der Elastizitätskraft bietet, wogegen die flüssigen Körper keine solche Elastizität offenbaren, d. h. der Deformation nicht widerstreben. Hieraus folgt, dass einem jedem festen Körper eine bestimmte Form eigen ist, was bei einer Flüssigkeit nicht der Fall ist. Dieselbe nimmt, im Gegenteil, die Form des sie einschliessenden festen Körpers an oder gelangt, wenn sie von einer anderen Flüssigkeit umgeben wird, in den Gleichgewichtszustand, welcher sowohl durch die Cohäsion der Flüssigkeitsteilchen untereinander, als auch durch

die Adhäsion ihrer Partikel mit denen der umgebenden Flüssigkeit bedingt wird. Eine für die Flüssigkeit ausserordentlich bezeichnende Form ist die kugelige. Diese Form nimmt ein Flüssigkeitstropfen in dem Falle an, wenn er nicht der Wirkung irgend welcher, in bestimmter Richtung orientierter Kräfte unterworfen ist; so z. B. ein in einer anderen Flüssigkeit von demselben spezifischen Gewicht suspendierter Tropfen, wie in dem bekannten Plateauschen Experiment.

Für den Biologen, der sich mit der Frage vom Aggregatzustande des Protoplasma beschäftigt, ist dies Bestreben des Flüssigkeitstropfens Kugelform anzunehmen als wichtiges Merkmal eines flüssigen Aggregatzustandes von grosser Bedeutung. Wir können ein solches Bestreben in sehr vielen Fällen beobachten. In erster Linie ist die Kugelgestalt unter den Zellen eine sehr verbreitete; als Beispiel können die Eier der meisten Tiere und Pflanzen angeführt werden. Wenn im Körper der mehrzelligen Organismen die kugelige Gestalt der Zelle zu den verhältnismässig selten vorkommenden gerechnet werden muss, so steht dies mit dem gegenseitigen Druck, den die Zellen aufeinander ausüben, in Zusammenhang, weshalb dieselben auch nicht mit freien Flüssigkeitstropfen verglichen werden können. Wenn wir aber die innige Verbindung der Zellen auflösen, z. B. das Gewebe der Leber zerzupfen oder eine Seeigelblastula nach der Herbstschen Methode durch kalkfreies Seewasser in die sie zusammensetzenden Blastomeren auflösen, so können wir uns davon überzeugen, dass die Zellen nach beseitigtem Druck Kugelform annehmen. Für viele einzellige Organismen, welche als freilebende Zellen eine bestimmte oder veränderliche, von der kugelförmigen abweichende, Gestalt aufweisen, ist die Fähigkeit z. B. bei der Encystierung Kugelform anzunehmen, bezeichnend. Wenn wir künstlich ein Teilchen Protoplasma einer Amoebe, eines Myxomycetenplasmodiums, oder endlich einer Epithelzelle eines höheren Tieres abschneiden, so können wir die Beobachtung machen, dass das losgelöste Protoplasmaklümpchen in der Regel unverzüglich die Gestalt eines sphärischen Tropfens annimmt. Der Kern hat innerhalb der Zelle meistens auch ein kugeliges Aussehen und erscheint als ein in einen anderen Flüssigkeitstropfen eingeschlossener Tropfen. In dieser Beziehung sind die Experimente Albrechts (1903) von bedeutendem Interesse.

Dieser Forscher befreite die Kerne zweier Zellen aus denselben und brachte sie einander näher, worauf dieselben, gleich Tropfen einer beliebigen Flüssigkeit, in dem Bestreben bei gegebenem Volumen eine möglichst kleine Oberfläche darzubieten, in einen grösseren kugeligen Tropfen zusammenflossen.

In den Fällen, wo ein ähnliches Verhalten nachgewiesen werden kann, sind wir zur Annahme berechtigt, dass wir es mit wirklich flüssigem Protoplasma zu tun haben. Häufig können wir uns mit noch grösserer Augenscheinlichkeit hiervon überzeugen, wie dies in erster Linie Pfeffers (1896) Experimente bewiesen haben. Dieser Forscher führte Kristalle verschiedener schwer löslicher Substanzen in das Protoplasma eines Myxomycetenplasmodiums ein. Anfangs erschien der feste Kristall von allen Seiten von Protoplasma umgeben. Als jedoch der Kristall nach und nach anfing sich aufzulösen, begann auch die Bildung eines Flüssigkeitstropfens, einer Vakuole. Eine solche Vakuole nahm meistens streng kugelige Form an und war folglich nicht dem Einfluss irgend welcher lokalisierter Kräfte von seiten des umgebenden Protoplasmas unterworfen, was die unausbleibliche Folge des Vorhandenseins einer Elastizität in Protoplasma gewesen wäre: wenn die Vakuole während ihrer Vergrösserung auf Sandkörnchen oder sonstige feste Körper stösst, so kann sie unmöglich ihre Kugelgestalt beibehalten. Dieses Experiment können wir als direkten Hinweis darauf betrachten, dass sich das Protoplasma in gegebenem Falle wirklich in einem flüssigen Aggregatzustande befindet[1].)

So weist denn eine ganze Reihe von Tatsachen darauf hin, dass in vielen Fällen sowohl das Protoplasma (unter dieser Bezeichnung ist die Substanz des eigentlichen Zellkörpers zu verstehen), als auch das Karyoplasma sich in flüssigem Aggregatzustande befinden. Dagegen lassen sich andererseits einige charakteristische Eigenschaften fester Körper in der Zelle als nicht

---

[1]) Ausser der Pfefferschen Methode können wir noch auf einen anderen, leicht zu beobachtenden Fall der Bildung kugeliger Vakuolen hinweisen. Wenn ein Paramaecium (oder ein anderes Infusor) ein Häufchen Bakterien in einem Wassertropfen einschluckt, so nimmt dieser Tropfen, nachdem er den trichterförmigen komplizierten Schlund verlassen, im Protoplasma angelangt, unverzüglich Kugelform an. Indirekt können wir uns hiervon auch durch Beobachtung kugeliger Vakuolen in den verschiedensten Zellen überzeugen.



weniger verbreitet bezeichnen. Neben kugeligen Zellen und solchen die die Fähigkeit Kugelgestalt anzunehmen besitzen, stossen wir auf eine ganze Reihe von Zellen, denen eine bestimmte, häufig höchst komplizierte Form eigen ist, die von dem von den Nachbarzellen ausgeübten Drucke völlig unabhängig ist. Als einfachstes Beispiel mögen die mit fester Cellulosemembran umgebenen Pflanzenzellen dienen, und wir wollen diesen Fall eingehender analysieren.

Eine typische pflanzliche Zelle, z. B. die Zelle einer beliebigen Seealge, weist eine bestimmte, sagen wir eine zylindrische oder prismatische, Form auf. Auf Textfig. 10 b ist eine solche, unter

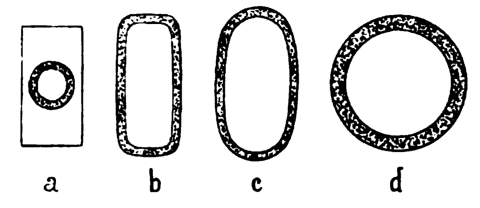


Fig. 10. Schema der Plasmolyse der Zelle einer Seealge. a = in hypertonischer Lösung; b = in Seewasser; c und d = in hypotonischen Lösungen.

natürlichen Bedingungen, d. h. in Seewasser beobachtete Zelle dargestellt. Wir können eine Membran, gewöhnlich mit abgerundeten Ecken (bezw. Kanten), und darunter eine Plasmaschicht mit einer grossen Vakuole erkennen. Der Inhalt dieser Vakuole ist dem umgebenden Medium — in gegebenem Falle also dem Seewasser — annähernd isotonisch; weshalb dies nur annähernd der Fall ist, wird weiter unten genauer erörtert werden. Wenn wir die übliche Plasmolyse hervorrufen, indem wir das gewöhnliche Seewasser durch konzentriertes ersetzen, so löst sich das Protoplasma von der Zellmembran los, und nimmt die Gestalt einer Kugel an, welche die bedeutend an Grösse abnehmende Vakuole enthält. Letztere wird bei diesem Prozess auch kugelig: das flüssige Protoplasma bietet diesem keinen Widerstand, während die Vakuole im gewöhnlichen Seewasser, dank dem Widerstand der festen Zellmembran, nicht imstande ist, eine solche Gestalt anzunehmen. Die Membran selbst verändert auch in gewisser Beziehung ihre Form, nachdem sich das Proto-

plasma bei der Plasmolyse losgelöst hat: die Ecken werden bedeutend spitzer. In dem auf Fig. 10 a wiedergegebenen Stadium hat die feste Membran ihren natürlichen Zustand angenommen, da auf dieselbe sowohl von aussen, als auch von innen gleiche Kräfte, in diesem Falle der osmotische Druck des konzentrierten Seewassers einwirken; einen solchen natürlichen Zustand bewahrt die Membran auch nach dem Tode der Zelle, wenn das Protoplasma durch Fäulnis zerstört ist. Die abgerundeten Ecken des auf Fig. 10 b dargestellten Stadiums beweisen, dass die feste Zellmembran sich hier nicht in ihrem natürlichen, sondern in einem Zwangszustand befindet. Die zur Herbeiführung eines solchen Zwangszustandes nötige Kraft verdankt ihren Ursprung dem inneren Turgor der Zelle, d. h. dem Überschuss (T) des inneren osmotischen Druckes (J) über den äusseren (E) : $J = E + T$. Die Kraft T ist nicht gleichmässig auf die ganze Oberfläche verteilt, sondern steht zu dem Krümmungsradius in umgekehrt proportionalem Verhältnis; aus diesem Grunde drückt sich ihre Wirkung auch in dem auf Fig. 10 b wiedergegebenen Stadium zu allererst in der Abrundung der Ecken aus. Wir können die Kraft T durch Überführung der Zelle in verdünntes Seewasser vergrössern: da die in der Vakuole enthaltenen Salze die semipermeable Protoplasmaschicht nicht durchdringen können, so tritt das Wasser von aussen in die Vakuole ein und die Zellmembran wird noch stärker ausgedehnt (Fig. 10 c), wodurch die ganze Zelle kugelige Gestalt anzunehmen strebt. Im Idealfalle kann die Zelle bei genügend intensiver Wirkung der Kraft T in stark verdünntem Seewasser völlig kugelige Gestalt annehmen (Fig. 10 d), ähnlich wie eine elastische Kautschukfigur („sterbender Teufel") durch starkes Aufblasen beinahe kugelförmig ausgedehnt wird. An pflanzlichen Zellen (allerdings bei einer sehr unbedeutenden Anzahl von Objekten) ist mir dies jedoch nicht geglückt: in stark verdünntem Seewasser platzte die Zellmembran entweder auf, oder, was noch häufiger vorkam, die semipermeable Plasmaschicht wurde zerstört; in letzterem Falle treten die Salze aus der Vakuole aus, die Kraft E gleicht sich mit J aus, und die Zellmembran kehrt wieder zu ihrem natürlichen Zustand der Fig. 10 a zurück.

In diesem einfachsten Falle wird die Form der Zelle nicht durch das Protoplasma, welches hier alle Eigenschaften des

flüssigen Amoebenplasma beibehält und von einem zylinderischen Gefäss aus fester Substanz umgeben ist, bedingt. Doch muss man hinzufügen, dass vom theoretischen Standpunkte keineswegs die Notwendigkeit vorliegt, dass das die Form des Flüssigkeitstropfens bestimmende Gefäss durchaus von allen Seiten geschlossen sein muss. Plateaus Experimente haben deutlich genug bewiesen, dass man einen Flüssigkeitstropfen die verschiedenartigsten Formen annehmen lassen kann, je nach dem man denselben der einen oder anderen benetzbaren Drahtfigur adhäriert. Adhärieren wir den Tropfen einem Ringe, so erhalten wir die Form einer mehr oder weniger konvexen Linse; verwenden wir hierzu zwei Ringe, so nimmt derselbe eine zylindrische, bezw. bei Entfernung der Ringe voneinander, eine sanduhrförmige Gestalt an; lange und dünne Zylinder — flüssige Fäden — lassen sich durch Einführung von Flüssigkeit in eine Spirale mit engen Windungen erzielen; bei genügender Benetzbarkeit, d. h. genügend starker Adhäsion des festen und flüssigen Stoffes bildet sich um den festen Faden eine zylindrisch flüssige Hülle usw. Die Oberflächenkrümmung der Flüssigkeit lässt sich in jedem gegebenen Falle mit mathematischer Genauigkeit berechnen.

Soviel mir bekannt, sind diese Experimente Plateaus bis heute noch von niemanden mit genügender Bestimmtheit zur Erklärung der Zellform verwendet worden,[1]) wenngleich die Vereinigung von flüssigen Protoplasma mit festen, formativen Gebilden besonders unter den tierischen Zellen, welche der für die Pflanzenzellen so charakteristischen festen Zellmembran entbehren, eine sehr verbreitete ist. Und eben durch das Vorhandensein solcher, entweder der Oberfläche des flüssigen Protoplasmas adhärierter, oder in derselben eingeschlossener fester Fäden, Netze u. a., welche meist ohne Zuhülfenahme der speziellen Methodik schwer zu erkennen sind, lässt sich, wie ich weiter unten zu beweisen suchen werde, die ganz bestimmte äussere Form der tierischen Zelle oder ihrer Teile erklären.

[1]) cf. meine vorläufige Mitteilung: Biol. Centralblatt 1903. Erst in der letzen Zeit, nachdem diese Arbeit in russischer Sprache erschien, habe ich zwei Schriften von F. Dreyer (Ziele und Wege biologischer Forschung, beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik, Jena 1892 und Peneroplis, Leipzig 1898) nach einem Referate kennen gelernt. Dieser Autor behandelt einige naheliegende Fragen.



Die feste Membran der pflanzlichen Zellen erscheint auf den ersten Blick in keinerlei Beziehung zu dem lebenden flüssigen Protoplasma zu stehen, und man könnte zur Annahme geneigt sein, die Entwicklung der „toten“ festen Membran hätte keinerlei Bezug auf die Frage von dem Aggregatzustande der lebenden Substanz. Doch eine ganz andere Anschauung müssen wir uns von den im Protoplasma enthaltenen festen Fäden, Netzen etc. bilden. Wie wir weiter unten sehen werden, nehmen häufig so wichtige Bestandteile der Zelle, wie die Centralkörper an der Bildung formativer Elemente Anteil; auch das Chromatin tritt in vielen Fällen als fester Stoff auf. So steht denn das Studium der festen formativen Gebilde in der Zelle, von welchen auch, in Bezug auf die Decapodenspermien das gegenwärtige Kapitel handelt, mit der Frage vom Aggregatzustande des Protoplasmas in engstem Zusammenhange.

Die hier gebotene Lösung der Frage besteht in Folgendem: Die Zelle stellt in den meisten Fällen einen aus flüssiger Substanz und festen Elementen bestehenden Mechanismus dar. Im biophysikalischen Sinne den Bau einer Zelle von bestimmter Gestalt erklären, bedeutet: in derselben feste formative Gebilde entdecken, und zeigen, wie letztere die ihnen adhärierenden flüssigen Bestandteile des Protoplasmas zusammenhalten.

Ehe wir an die Lösung dieser Aufgabe in Bezug auf die Decapodenspermien herantreten, muss ich etwas näher auf einen möglichen Einwand eingehen: ist in dem Vorhergehenden nicht der Unterschied zwischen dem flüssigen und dem festen Aggregat-Zustande zu sehr verschärft und könnte man nicht einen Mittelzustand als möglich voraussetzen? Häufig bezeichnen die Cytologen das Protoplasma als „zähflüssig“, wodurch sie darauf hinweisen wollen, dass dasselbe weder eigentlich fest, noch flüssig genannt werden kann. Doch entspricht diese Bezeichnung insofern natürlich keinem genauen physikalischen Begriff, als wir als Unterscheidungsmerkmal fester Körper deren Elastizität, d. h. das Widerstreben gegen eine Deformation, anerkennen. Solange eine Elastizität, so unbedeutend dieselbe auch sein mag, vorhanden ist, haben wir einen festen Körper vor uns; wird dieselbe aber = 0, so haben wir es mit einem flüssigen Stoff zu tun. Nicht selten

wird das Protoplasma auch als „gallertartig“ bezeichnet, eine Benennung, die bedeutend wissenschaftlicher als „zähflüssig“ genannt werden muss, da sie auf die Zusammensetzung des Protoplasmas aus Colloidstoff hinweist. Von den Merkmalen des Colloidzustandes handeln eine ganze Reihe der in letzter Zeit erschienenen Arbeiten. Dieselben sind für den Biologen von grösster Bedeutung.[1])

Zu den Colloiden werden Stoffe mit grossen Molekülen, folglich auch sämtliche Eiweisse gerechnet. Von Kristalloidlösungen unterscheiden sich die Colloidlösungen (freilich ohne eine Grenze zwischen beiden zu ziehen) durch den von ihnen ausgeübten minimalen osmotischen Druck, durch ihre Unfähigkeit zur Diffusion usw. Ein besonderes Interesse bietet für uns die Fähigkeit der Colloidlösungen, sich unter gewissen Umständen (in erster Linie Temperaturveränderungen) in Gallerte zu verwandeln. Der Kürze wegen wird eine Colloidlösung als Sol, die Gallerte aber als Gel bezeichnet. Wenn Sol vom physikalischen Standpunkt aus zweifellos als Flüssigkeit[2]) bezeichnet werden muss, so vereinigt Gel die Eigenschaften sowohl des flüssigen, als auch des festen Aggregatzustandes in sich. Das Gel ist imstande eine bestimmte Form anzunehmen: feste Gallerte lässt sich in Stücke mit scharfen Kanten schneiden; weiche kann man zwar auch zerschneiden, doch mit dem Unterschiede, dass die Kanten hier abgerundet erscheinen, was augenscheinlich mit dem Bestreben der Flüssigkeit, kugelige Gestalt anzunehmen, in Zusammenhange steht, ein Bestreben, welches hier durch die schwach ausgeprägten Eigenschaften des Gel als fester Körper vereitelt wird. Auch in anderen Beziehungen erweist sich das Gel als Übergang von festen zu den flüssigen Stoffen.

In Anbetracht alles eben bemerkten könnte es natürlich erscheinen, das Protoplasma einfach als aus Colloid und zwar im Stadium des Gel bestehend zu betrachten, anstatt in der Zelle

[1]) Zur Orientierung in der Literatur über Colloide, welche für den Biologen ein Interesse bieten, vergl. die Arbeiten Paulis in den Ergebnissen der Physiologie Biochemie, Bd. 1 und 3, ebenfalls R. Hoeber, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, Kap. 8 S. 146—171, und Hamburger, Osmotischer Druck und Jonenlehre.

[2]) Es spielt für unsere Zwecke gar keine Rolle zu wissen, ob wir es hier mit einer Lösung oder mit einer Suspension zu tun haben.

nach festen und flüssigen Elementen zu suchen. Doch wäre eine solche Anschauung durchaus unrichtig und unwissenschaftlich; dieselbe würde uns der Lösung der Frage in keiner Weise näher bringen, da wir bis jetzt noch nicht einmal imstande sind, die merkwürdigen Eigenschaften des Gel zu erklären. Das aber, was uns bis heute in dieser Beziehung bekannt ist, führt uns zu der Überzeugung, dass die Ursache der Doppelnatur des Gel in denselben Eigenschaften, welche wir dem Protoplasma zuerkennen, d. h. darin liegt, dass das Gel keinen homogenen Stoff, sondern die Vereinigung zweier Phasen: der flüssigen und der festen, darstellt.

Die Bildung des Gel aus dem Sol wurde zuerst von Bütschli (1896) unter dem Mikroskop beobachtet. Dieser Forscher wies nach, dass sich während dieses Prozesses ein festes, wabiges Skelett differenziert, wobei der Inhalt dieser Waben seinen flüssigen Charakter beibehält. Später beschrieb Hardy (1899) diesen Entstehungsprozess des Gel: Das Colloid kann in Gestalt fester Körner ausfallen, die späterhin sich einander nähern, zusammenkleben und auf diese Weise die Bildung fester Fäden und Netze herbeiführen.

Weiter wurde von Hardy nachgewiesen, dass zwischen den beiden Bildungsarten des festen Gelskelettes kein wesentlicher Unterschied bestände, da ein und dasselbe Colloid ja nach der Konzentration, entweder in Form eines Netzes, oder aber in Form eines wabigen Skelettes ausfallen kann.

Bei der von den äusseren Umständen und der Konzentration abhängigen Umwandlung des Sol in Gel kann je nachdem eine grössere oder kleinere Menge des Colloids ausfallen; die übrigbleibende Substanz bleibt in der Lösung enthalten. Auf diese Weise erweisen sich im Gel bald die Merkmale fester Körper, bald die der Flüssigkeit als die vorherrschenden, und wir können den Aggregatzustand des Gel als Übergangsstadium zwischen dem festen und flüssigen Stoffen bezeichnen.

So gelangen wir denn zur Überzeugung, dass beim Versuch der Erklärung der äusseren Form, sei es einer Zelle, sei es einer Gallerte, wir nicht den in physikalischem Sinne völlig unklaren Begriff eines Übergangszustandes einführen dürfen, sondern diejenigen festen Strukturen auffinden müssen, denen

das ganze in Frage kommende System seine äussere Form verdankt.

Der Inhalt des gegenwärtigen Kapitels ist in drei Paragraphen eingeteilt. Im nächstfolgenden werden wir unsere Aufmerksamkeit der Abhängigkeit der äusseren Form der Decapodenspermien vom osmotischen Druck zuwenden; hier werden wir die Grundtatsache, das Vorhandensein fester elastischer Gebilde, welche der Deformation in Zusammenhang mit der Intensität der wirkenden Kräfte, entgegenwirken, in unseren Zellen feststellen; weiter werden wir nachweisen, dass die Elastizität dieser Gebilde häufig eine überaus vollkommene ist, was daraus zu ersehen ist, dass die Zelle, trotz sehr starker Veränderung ihrer Gestalt, nach Aufhebung der wirkenden Kraft, ihre ursprüngliche Form wieder annimmt. Im folgenden Paragraphen wollen wir uns dem detaillierten Studium der festen, formbestimmenden Gebilde: der Fäden, Spiralen und Netze, zuwenden. Im vierten Paragraphen des gegenwärtigen Kapitels werden wir etwas genauer auf die Entwicklung des Spermiums aus der Spermatide, welche ursprünglich ausschliesslich von flüssigen Bestandteilen gebildet wird, eingehen; hier werden wir den Bildungsgang der äusseren Form, die allmähliche Umwandlung des Sol in Gel, verfolgen. In jedem einzelnen dieser Paragraphen wird auf die spezielle Untersuchungsmethodik hingewiesen werden.

2. Die Abhängigkeit der äusseren Form der Decapodenspermien vom osmotischen Druck.

Dank den Untersuchungen Botazzis (1897) können wir die Tatsache, dass das Serum der See-Wirbellosen und der niederen See-Fische dem Seewasser isotonisch sei, als festgestellt ansehen. Aus diesem Grunde erscheint das Seewasser als normale physiologische Flüssigkeit beim Studium der Spermien der Seedecapoden, ebenso wie man zu Untersuchungen an Geweben des Frosches 0,6 %ige, an Geweben des Menschen aber 0,9 %ige „physiologische“ Kochsalzlösung anwendet. Durch Verdunstung des Seewassers bis auf die Hälfte des Volumens erhielt ich eine doppelt so konzentrierte Lösung, welche ich als „Seewasser 2“ bezeichne. Durch Hinzusetzung von destilliertem Wasser im Messglas bereitete ich schwächere Lösungen, „Seewasser $^1/_5$, $^2/_5$, $^3/_5$“ usw.

Um genauere vergleichende Experimente, die ein Licht auf den Zusammenhang des osmotischen Druckes mit der äusseren Form der Spermien werfen sollten, anzustellen, musste ich das Seewasser durch bestimmte Lösungen chemisch reiner Stoffe ersetzen. Mich an de Vries (1884) haltend, welchem wir die Feststellung der Grundfakten der Lehre vom osmotischen Drucke verdanken, lenkte ich meine Aufmerksamkeit in erster Linie auf Kalisalpeter KNO_3. Direkte Untersuchungen (vergl. weiter unten) haben bewiesen, dass das Seewasser $^1/_5$ annähernd einer 1 % KNO_3-lösung isotonisch ist. Beim Übergang vom Salpeter zu anderen Stoffen bediente ich mich zur Bestimmung isotonischer Lösungen einfach der de Vriesschen Tabelle und nahm an, dass 1 % KNO_3 = 0,56 % NaCl = 0,85 % $NaNO_3$ = 3,7 % $MgSO_4$ = 1% $(NH_4)_2$ % SO_4 = 1,4 % Glyzerin = 5,13 Rohrzucker usw. Ebenso nahm ich nach de Vries an, dass doppelt so starke Lösungen genannter Stoffe ebenfalls einander isotonisch seien.

Zweifellos sind die in der de Vriesschen Tabelle angeführten Daten heutzutage als veraltet anzusehen. Mit Hülfe der kryoskopischen Methode und Bestimmung der elektrischen Leitungsfähigkeit gelang es, genauere Zahlen festzustellen; die Annahme aber, dass doppelt so starke Lösungen ebenfalls isotonisch seien, ist auch theoretisch, besonders in Bezug auf elektrolytische Lösungen, unrichtig. Leider hatte ich aber, als ich meine Experimente anstellte (im Winter 1902—03) nicht die Möglichkeit, mich der Tabellen in Hamburgers[1]) ausgezeichnetem Buch, welches von nun an den Leitfaden für alle ähnlichen Experimente bilden sollte, zu bedienen. Vor Erscheinen dieses Buches waren die neuesten Daten der physikalischen Chemie in verschiedenen Spezialarbeiten zerstreut, welche für den auf einer Seestation arbeitenden Zoologen unzugänglich sind. Man kann natürlich unter solchen Umständen noch weniger von einem Zoologen erwarten, dass derselbe selbst die elektrische Leitungsfähigkeit oder den Gefrierpunkt der Lösungen bestimme.

Wenn ich auch darauf hinweise, dass die von mir benützten Daten als jetzt veraltet anzusehen sind, glaube ich doch nicht, dass dieser Umstand einen wesentlichen Einfluss auf die erhaltenen

---

[1]) H. S. Hamburger, Osmotischer Druck und Jonenlehre in den medizinischen Wissenschaften, Wiesbaden 1902—1904, 3. B.



Resultate ausgeübt haben, da diese Ungenauigkeit kaum die Fehlergrenzen des Experimentes erreicht; da ich keine in gegebenem Falle unnötige grosse Genauigkeit anstrebte, liess ich die zweite Dezimalzahl der de Vries-Zahlen meistens absichtlich ganz weg, die oben berührte Ungenauigkeit der Daten de Vries aber bezieht sich nur selten auch auf die erste Dezimalzahl.[1])

Für meine Experimente stellte ich gewöhnlich starke Lösungen (z. B. 5,05 % KNO_3-Lösung) her und verdünnte 10—20 ccm derselben in einem Messglas (mit einer Einteilung bis zu 1 ccm) mit destilliertem Wasser, um schwächere Lösungen zu erzielen. Diese Methode weist schon darauf hin, dass es auf eine besondere Genauigkeit — auf die zweite Dezimalzahl — nicht weiter ankam. Eine solche Genauigkeit wäre unnötig gewesen, da ich während des Experimentes Stückchen des Hodens und des Receptaculum seminis zusammen mit einer kleinen unbestimmbaren Menge Serums oder Seewassers in die fertige Lösung (5—10 ccm) hineinbringen musste; ich zog vor, diese Stückchen kurze Zeit (5—10 Minuten) in der Lösung zu belassen, um eine chemische Einwirkung derselben zu vermeiden. Doch gewährt eine andere Beobachtungsmethode der Wirkung des veränderten osmotischen Druckes wesentliche Vorteile, und zwar lässt sich dieselbe ohne die zu untersuchende Zelle unter dem Mikroskop aus den Augen zu verlieren, erreichen, indem man einen Tropfen der Lösung an der einen Seite unter das Deckglas fliessen lässt und dasselbe auf der anderen mit Filtrierpapier wieder aufsaugt. Es ist klar, dass schon die Verdunstung hier einen grösseren Fehler ergibt, als dies je die mangelhafte Genauigkeit der de Vriesschen Tabellen herbeiführen kann.

---

[1]) In einer 1 % KNO_3-Lösung ist nach Loomis (aus Hamburger l. c. die Tab. auf S. 87) Δ (das Herabsinken des Gefrierpunktes) = 0,3314. Nach den Daten desselben Autors (Hamburger S. 83) entspricht dieselbe Grösse Δ einer 0,53 % NaCl-Lösung. De Vries dagegen nimmt eine 1,01 % KNO_3-Lösung als einer 0.56 % NaCl-Lösung isosmotisch an. Die entsprechende Berichtigung für 1,01 % KNO_3-Lösung isosmotischer $NaNO_3$-Lösung ist 0,83 statt des de Vriesschen 0,85 %.

Für Rohrzucker erhalten wir nach den Daten Raoults eine im Vergleich zu den de Vriesschen Daten etwas grössere Zahl: statt 5,13—5,93; doch sind erstens überhaupt die Zahlen Raoults meistens etwas grösser als die Loomis; zweitens aber erweist sich der Unterschied weniger bedeutend, wenn wir die absolute Grösse der Zahl in Betracht ziehen.

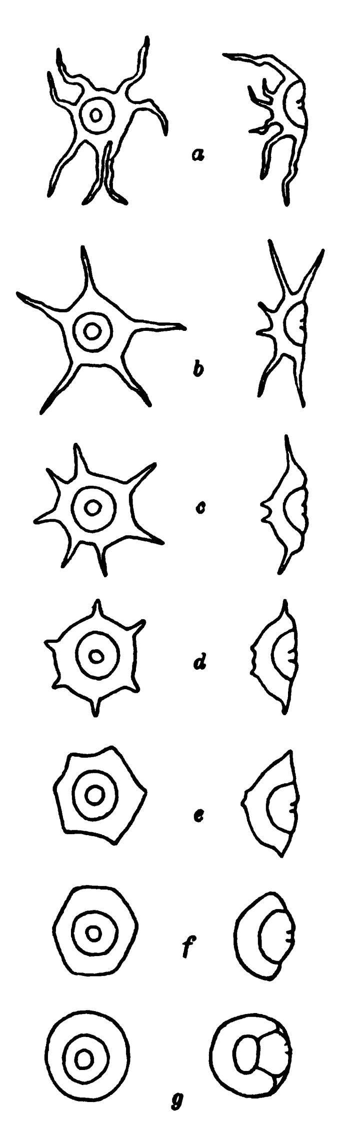


Fig. 11. Die Abhängigkeit den äusseren Form des Spermiums vor Inachus scorpio vom osmotischen Druck. a = in 10% KNO^3-Lösung, b = in 5%, c = in 3%, d = 2%, e = 1,5%, f = 1,25%, g = 1%iger KNO_3-Lösung.

Für meine ersten Untersuchungen über die Abhängigkeit der Form der Spermien vom osmotischen Druck dienten mir als Untersuchungsobjekte die Spermien von Inachus scorpio. Auf Fig. 41, Taf. XXVIII sind diese Spermien bei der Untersuchung im Blutserum der Tiere oder in Seewasser dargestellt. Dieselben stellen typische S. contracta cephalacantha der Brachyura dar; ausser einem, aus vier bis sieben langen Kopffortsätzen bestehenden Hauptkranz weisen sie noch mehrere kurze, nach vorn gerichtete Fortsätze am proximalen Ende des Kopfes auf. Wenn ich das gewöhnliche Seewasser durch verdünntes ersetzte, so konnte ich unter dem Mikroskop eigentümliche, wie es mir schien, „Bewegungen" der Spermien bemerken: in verdünnten Lösungen werden die Fortsätze eingezogen, in konzentrierteren strecken sich dieselben wieder aus. Anfangs glaubte ich, dass ich es hier mit wirklichen Bewegungen der Spermien zu tun hätte, wobei die Veränderung der Konzentration die Rolle eines Reizes spiele. Zur Kontrolle stelle ich eine Reihe genauerer Experimente mit der Wirkung verschieden starker KNO_3-Lösung an; auf Textfig. 11 sind die Resultate dieser Experimente abgebildet, wobei ein jedes Stadium in zwei Figuren wiedergegeben ist; und zwar die eine in der Aufsicht, die andere aber in der Seitenansicht.

In der 5°/o igen KNO_3-Lösung (Fig 11 b) haben die Spermien annähernd dasselbe Aussehen, wie im Blutserum des Tieres oder im Seewasser, d. h. dieselben sind mit langen, gekrümmten, schwach gewundenen Kopffortsätzen versehen. Die Krümmungen und Windungen der Fortsätze sind noch stärker in 10°/o iger KNO_3-Lösung (Fig. 11 a) ausgeprägt. In 3°/o iger Lösung lässt sich schon eine merkliche Verkürzung der Fortsätze konstatieren (Fig. 11 c).

In 2°/o iger Lösung (Fig. 11 d) haben die Spermien ein höchst typisches Aussehen: die Fortsätze lassen sich noch als deutlich differenzierte, konische Auswüchse erkennen, doch verschwinden diese Auswüchse bei Verdünnen der Lösung bis auf 1,5 °/o (Fig. 11 c) und an ihrer Stelle machen sich nur spitze Winkel bemerkbar, welche sich bei weiterer Verdünnung (1,25 °/o ige Lösung, Fig. 11 f) in stumpfe verwandeln, um endlich in der 1 °/o igen Lösung bis auf die letzte Spur zu verschwinden, wobei die Spermien Kugelform annehmen (Fig. 11g). Diese allmähliche Veränderung der Spermien bis zu Erreichung der Kugelform lässt sich am besten durch Vergleichen der Seitenansichten feststellen (Fig. 11 a'—g'). Hierbei kann man eine wichtige Tatsache konstatieren: statt bei der Verkürzung der Fortsätze an Grösse abzunehmen, wachsen die Spermien bedeutend, die Zelle quillt, sozusagen, bis zu kugelförmiger Gestalt an, wobei die Fortsätze eingezogen werden. Bei weiterer Abnahme der Konzentration quellen die kugeligen Spermien noch mehr an und platzen endlich.

Man muss jedoch nicht glauben, dass die dem Receptaculum seminis, welches mehrere Minuten in einer, sagen wir 1,5 °/o igen Lösung gelegen hat, entnommenen Spermien ausnahmslos das auf Fig. 11 e wiedergegebene Aussehen haben; jedes Spermium weist den verschiedenen Lösungen gegenüber ein ganz individuelles Verhalten auf, so dass sich die Einen dem auf Fig. 11 d, die Anderen dem auf Fig. 11 f wiedergegebenen Stadium nähern. Doch lässt sich an dem Präparat bei Durchsicht der im Gesichtsfeld befindlichen Spermien bei einiger Übung das betreffende Stadium mit grosser Sicherheit feststellen. Ebenso lehrreich ist es, die Veränderungen ein und desselben Spermiums zu verfolgen, indem man verschiedene Lösungen unter das Deckglas fliessen lässt.

Es ist bemerkenswert, dass die Form des Spermiums ausschliesslich von der Konzentration der Lösung, in welcher sich dasselbe in gegebenem Augenblick befindet, abhängig ist, nicht aber von dem Zustande, in welchem es sich früher befunden hat. Die Form der Fig. 11 d nimmt das Spermium in 2 %iger KNO_3-Lösung an, sowohl bei Übertragung aus 3 %iger, als auch aus 1,5 %iger Lösung. Ein und dasselbe Spermium zieht vor unseren Augen die Fortsätze bald ein, bald streckt es dieselben wieder aus.

Schon aus der Reihe der beschriebenen Experimente geht die Abhängigkeit der äusseren Form der Spermien vom osmotischen Druck so klar hervor, dass die Annahme, dass wir es hier mit Bewegungen der Spermien zu tun haben und dass die Veränderung der Konzentration die Rolle eines Reizes spielt, von selbst wegfällt. Um diese Annahme endgültig zu widerlegen stellte ich eine Reihe anderer vergleichender Experimente an. Zur Vergleichung der Wirkung von Lösungen verschiedener Stoffe wandte ich meine Aufmerksamkeit zwei besonders typischen Stadien zu: 1) wenn die Fortsätze das Aussehen kaum merklicher, doch deutlich differenzierter konischer Auswüchse haben (2 %ige KNO_3-Lösung, Fig. 11 d) und 2) wenn die Spermien Kugelform annehmen (1 %ige KNO_3-Lösung, Fig. 11g).

	Konzentration der Lösung (in %), in welcher die Spermien von *Inachus scorpio* Gestalt der Textfig. 11g	und Textfig. 11d annehmen:
Clornatrium	0 6	1,2
Salpetersaures Natrium	0,85	1,7
Salpetersaures Kalium	1	2
Schwefelsaures Ammonium	1	2
Glyzerin	1,4	2,8
Oxalsaures Kalium (krist.)	1,4	2,8
Trikaliumcitrat	1,8	3,7
Oxalsalsäure	1,9	3,8
Weinsäure	2,2	4,5
Citronensäure	3,1	6,2
Schwefelsaures Magnesium (krist.)	3,7	7,4
Rohrzucker	5	10

Es erwies sich, dass die mit 2 % iger, bezw. 1 % iger KNO_3-Lösung isotonischen Lösungen sämtlicher von mir untersuchten Stoffe, stets diese beiden Stadien ergeben (cf. d. Tabelle). *So ist denn die Tatsache, dass die Veränderung der äusseren Form der Spermien hier ausschliesslieh und direkt durch den osmotischen Druck, unabhängig vom chemischen Charakter des Reagens, bedingt wird, als festgestellt zu betrachten;* folglich haben wir es hier nicht mit einem komplizierten physiologischen Reizvorgang, sondern wie bei der Plasmolyse, mit einem physikalischen Prozess zu tun, welcher den allgemeinen Gesetzen unterworfen ist. In Anbetracht der oben bereits berührten Individualität der einzelnen Spermien fällt die Frage betreffs der Ungenauigkeit bei Berechnung der isosmotischen Lösungen völlig weg. Damit sich aber der Leser keine übertriebene Vorstellung von der Unvollkommenheit der angewandten Methoden bilde, will ich auf einen Umstand hinweisen. Als ich die Wirkung der $MgSO_4$-Lösung prüfte, frappierte mich das von den erwarteten Resultaten völlig abweichende Verhalten derselben: die Lösung, welche ich nach de Vries mit 2 % iger KNO_3-Lösung für isotonisch hielt, ergab das Bild der Fig. 11e und 11f, statt der erwarteten 11d. Da mir dieses ganz zu Beginn meiner vergleichenden Experimente passierte, so glaubte ich mich, in Anbetracht dieser Abweichung, von meiner Theorie lossagen und annehmen zu müssen, dass die Veränderung der äusseren Form der Spermien nicht nur durch physikalisch-chemische, sondern auch durch rein chemische Prozesse bedingt sei oder gar selbst einen komplizierten physiologischen Vorgang darstelle. Doch wurde dieses Missverständnis aufgeklärt: es erwies sich, dass ich bei meinen Berechnungen das Kristallisationswasser von $MgSO_4$ ausser Acht gelassen hatte; als ich jedoch diesen Fehler berichtigt hatte, erhielt ich auch die erwünschten Resultate.

Ich bin überhaupt der Ansicht, dass sich mit Hülfe dieser Methode ein hoher Grad von Genauigkeit erreichen lässt, sobald man die Experimente mit der grösstmöglichen Sorgfalt anstellt und die Veränderungen eines einzelnen Spermiums unter dem Deckglase verfolgt. Diese Methode lässt sich noch vervollkommnen, bei Anwendung des Prof. Zieglerschen Apparats, der den Zweck hat, unter dem Deckglase einen beständigen Strom frischen Wassers aufrecht zu erhalten, was besonders bei langwierigen

Untersuchungen an lebenden Objekten, speziell an sich entwickelnden Eiern, von grosser Bedeutung ist. Das Wasser kann natürlich durch die eine oder andere Lösung ersetzt werden; bei einer solchen Art des Experimentierens kann man grosse Mengen der betreffenden Lösungen unter dem Deckglas durchfliessen lassen, wodurch eine bestimmte Konzentration garantiert ist; ausserdem findet hier keine Verdunstung statt. Als ich meine oben beschriebenen Experimente anstellte, hatte ich diesen Apparat nicht bei der Hand, hatte jedoch später Gelegenheit, mich desselben bei meiner Arbeit zu bedienen und überzeugte mich von seiner Zweckmässigkeit.

Für viele, besonders organische Lösungen, lässt sich die Depression nach der kryoskopischen Methode nur schwer oder gar nicht feststellen; dasselbe lässt sich auch von Feststellung der elektrischen Leitfähigkeit dieser Lösungen sagen. In solchen Fällen sind wir zur Feststellung des Molekulargewichts des Stoffes gezwungen, die Isotonie der Lösung mit Lösungen anderer Stoffe entweder nach der de Vriesschen Methode festzustellen, wobei die Lösungen als isosmotisch angesehen werden, welche die ersten Anzeichen einer eintretenden Plasmolyse in gegebenen Pflanzenzellen hervorrufen, d. h. wenn das Plasma nur an den Ecken anfängt, sich von der Zellenmembran abzuspalten; oder nach der Hamburgerschen Methode, indem man die zu untersuchenden Lösungen auf die roten Blutkörper eines bestimmten Wirbeltiers einwirken lässt; die so verdünnten Lösungen, welche die ersten Anzeichen einer Färbung durch das aus den Blutkörperchen austretende Hämoglobin aufweisen, werden als isotonsch anerkannt.

Ich denke, dass diesen beiden osmotischen Bestimmungsmethoden des Molekulargewichts auch die von mir vorgeschlagene zur Seite gestellt werden kann: Eine Lösung des zu untersuchenden Stoffes, welche die Spermien von Inachus scorpio kugelförmige Gestalt anzunehmen veranlasst, ist mit einer 1 prozentigen KNO_3-Lösung oder einer 5,13 prozentigen Rohrzuckerlösung (0,15 der normalen Lösung) isotonisch; wenn wir es folglich mit einer organischen, nicht dissoziierenden Substanz zu tun haben, so enthält die zu untersuchende Lösung auf 1 Liter Wasser 0,15 Gramm-Moleküle der gegebenen Substanz.

Wir können jetzt näher auf den Veränderungsprozess der äusseren Form der Spermien eingehen, und die hier vor sich

gehenden Erscheinungen werden sich uns um so klarer darstellen, wenn wir dieselben mit der Plasmolyse bei pflanzlichen Zellen vergleichen. Dieser Prozess ist auf Textfig. 10 a—e wiedergeben, welche mit Textfig. 11 d—g vollständig übereinstimmt, und schon dieser letztere Umstand beweist die Identität der Vorgänge in beiden Fällen. Sowohl in der pflanzlichen Zelle als auch im Spermium von Inachus scorpio müssen wir das Vorhandensein, wenn auch nicht das einer festen Membran, so doch, um sich allgemeiner auszudrücken, eines festen Skeletts von ganz bestimmter Gestalt anerkennen, welches die ihm adhärierenden, flüssigen Bestandteile des Protoplasmas zusammenhält. — Der „natürliche Zustand" dieses Skeletts, d. h. der Zustand, in welchem sich dasselbe bei völligem Fehlen irgend welcher von auswärts einwirkenden Kräfte befindet, steht demjenigen, welchen das Spermium im Blutserum oder Seewasser annimmt, sehr nahe (Textfig. 11 b). In der Pflanzenzelle ist es leichter, diesen natürlichen Zustand zu konstatieren: es genügt, dieselbe aus dem Seewasser in eine konzentriertere Lösung überzuführen, um sogleich eine typische Plasmolyse zu erzielen; das Protoplasma spaltet sich von der Zellmembran ab, hört auf, einen Druck auf letztere auszuüben, und die Membran gelangt aus ihrem ein wenig veränderten „Zwangszustand" (Textfig. 10 b) in ihren „natürlichen" (Textfig. 10 a). Wenn wir ebenso mit den Spermien von Inachus scorpio verfahren, werden wir keine typische Plasmolyse, d. h. eine Abspaltung des auch hier infolge des Wasserverlustes sich kontrahierenden Protoplasmas bemerken können. Können wir auch bei Inachus nicht direkt das Vorhandensein eines festen Skeletts konstatieren, so ist dasselbe doch in anderen Fällen (Dromia, Herbstia, Paguridae, Galathea u. a.) deutlich sichtbar, und lässt sich, wie wir im folgenden Paragraphen des Genaueren besprechen wollen, besonders durch Einwirkung konzentrierter Lösungen sehr klar differenzieren, wobei die einzelnen festen Fäden scharf wie Rippen an einem abgemagerten Wirbeltierkörper hervortreten (cf. Fig. 14, Taf. XXVII). Im Gegensatz zu den pflanzlichen Zellen spaltet sich das Protoplasma hier augenscheinlich deshalb nicht von dem festen Skelett ab, weil dasselbe dank der Adhäsion, letzterem anhaftet. Aus diesem Grunde zieht das sich infolge der Wasserabgabe an das umgebende Medium (die konzentrierte Lösung) zusammenziehende Protoplasma

das ihm adhärierende Skelett nach sich: die Fortsätze werden feiner und stärker gekrümmt (cf. Textfig. 11 q mit Texfig. 11 f). Wenn die Adhäsion zwischen dem Protoplasma und der Cellulosemembran der Pflanzenzelle genügend stark wäre, so würde auch hier keine eigentliche Plasmolyse, d. h. keine Abspaltung des Protoplasmas, vor sich gehen, sondern die Zellmembran würde unter Einwirkung konzentrierter Lösungen eingezogen werden, wodurch die Winkel noch spitzer würden.

Bei Einwirkung verdünnten Seewassers oder anderer hypotonischer Lösungen auf Inachusspermien haben wir es wiederum mit denselben Vorgängen wie in Pflanzenzellen zu tun. Das Wasser dringt von auswärts durch die semipermeable Plasmahaut in das Protoplasma ein, um das osmotische Gleichgewicht wieder herzustellen, da die Salze nicht durch diese Plasmahaut austreten können. Eine Folge dieses Prozesses ist die Volumenvergrösserung der Zelle und folglich auch ein Ausdehnen des festen Skeletts. Hierbei entsteht der innere Turgor (T), d. h. der Überschuss des inneren osmotischen Druckes über den äusseren; dersellbe dient zur Überwältigung der Elastizitätskraft des festen Skeletts, welches aus dem natürlichen in den Zwangszustand gelangt. Dieser innere Turgor ist ebenso, wie in der pflanzlichen Zelle, nicht gleichmässig auf die ganze Oberfläche verteilt: da das flüssige Protoplasma Kugelform anzunehmen strebt, so findet eine Ausdehnung des festen Skeletts besonders an den Stellen statt, wo der Krümmungsradius sein Minimum erreicht oder gar — wie dies an den Anheftungspunkten der Fortsätze der Fall ist — eine negative Grösse repräsentiert. Eben deshalb nähert sich bei Verminderung des äussere nosmotischen Druckes und folglich auch beim Anquellen der Zelle, bei Zunahme ihres inneren Turgors (T), die Gestalt der Zelle immer mehr der kugelförmigen. In der 1 %igen KNO_3-lösung erreicht, wenn das Spermium Kugelgestalt annimmt, der Überschuss des inneren osmotischen Druckes über den äusseren (T) gerade die Grösse, die zur Überführung des festen Skeletts aus seinem natürlichen in den Zwangszustand, die Kugelgestalt, nötig ist. Eine weitere Vergrösserung der Kraft (T) hat nur ein Aufblasen der Zelle, bis zu deren Explosion, d. h. bis zum Platzen der semipermeablen Plasmahaut und des sie zusammenhaltenden Skeletts zur Folge; oder aber es kann auch der entgegengesetzte Fall eintreten: diejenigen Teile des Skeletts, durch welche früher

die Bildung von Fortsätzen bedingt wurde, werden jetzt das Anquellen des Spermiums aufhalten und an den betreffenden Stellen werden sich Einbuchtungen bilden, wie wir dies auch wirklich bei Inachus beobachten können (vergl. Fig. 42, Tafel XXVIII).

Ein Umstand könnte in uns Zweifel an der Zulässigkeit unserer Gegenüberstellung der Veränderung der Spermienform und der Plasmolyse pflanzlicher Zellen erwecken. In letzteren lässt sich eine grosse Vakuole beobachten, welche augenscheinlich Salzlösung enthält, und eben diese sind es, welche der Veränderung des osmotischen Druckes gegenüber ein ganz bestimmtes Verhalten zeigen, indem sie entweder das Wasser aufsaugen oder abgeben. In den Spermien von Inachus ist eine solche grosse Vakuole in den meisten Fällen nicht zu bemerken; doch beweist das natürlich nicht, dass im Protoplasma der Inachus-Spermien keine Salzlösungen vorhanden sind. Das, was wir von den Colloiden wissen, weist deutlich genug auf ihre Affinität zum Wasser hin, welches dieselben gierig aufsaugen. Möglicherweise sind die Lösungen in den Inachus-Spermien in schaumigen Waben enthalten, wie Bütschli meint; in diesem Falle können wir diese Lösungen nach Bütschli als „Enchylemawasser“ bezeichnen. Doch da eine solche Wabenstruktur an lebenden Spermien nicht zu konstatieren ist, ziehe ich vor, den inneren Druck mit Pfeffer als „Imbibitionsdruck“ zu bezeichnen. Wie dem auch sei, dieser Unterschied hat keine tiefergehende Bedeutung, da wir in dem Stadium, in welchem das Aufquellen der Zelle sein Maximum erreicht hat, im Spermium grosse, deutlich sichtbare Vakuolen, in der Halsgegend (Textfig. 11 g) erkennen können.

Ich will noch auf einen Unterschied zwischen der Formveränderung der Inachus-Spermien und der Plasmolyse bei Pflanzenzellen hinweisen — auf den Unterschied in dem für die Reaktion nötigen Zeitraum. Im Inachus-Spermien erfolgt die Wirkung der Veränderung des osmotischen Druckes fast augenblicklich — nach wenigen Sekunden kann man fest davon überzeugt sein, dass die Reaktion bereits beendigt ist und eine weitere Veränderung nicht mehr stattfindet. Bei der Plasmolyse der pflanzlichen Zellen erfordert die Vorsicht, die Lösung mehrere Stunden, ja Tage einwirken zu lassen. Das hat seinen Grund darin, dass die sowohl für Wasser, als auch für die in demselben aufgelösten Stoffe durchaus permeable Cellulosemembran nichtsdestoweniger die Wechselströmung zwischen

äusserem Medium und Protoplasma wesentlich beeinträchtigt. Im Inachus-Spermium gelangt die semipermeable Protoplasmahaut unmittelbar mit dem äusseren Medium in Berührung, weshalb hier auch keinerlei Verzögerung stattfindet. Die Schnelligkeit, mit der die Reaktion zustande kommt, ist eine durchaus vorteilhafte Eigentümlichkeit meiner Bestimmungsmethode isotonischer Lösungen und des Molekulargewichts in Vergleich zu der de Vriesschen.

Wenn wir in den Inachus-Spermien auch keine Membran oder Skelett bemerken können, so erweisen sich doch die Experimente über den Einflus des osmotischen Druckes auf die äussere Form der Spermien als der genaue physikalische Beweis eines Vorhandenseins desselben. Das Merkmal des festen Zustandes ist der Widerstand, den die Körper einer Deformation leisten. Um gegebene Deformation zu erzielen, ist die Wirkung einer äusseren Kraft von ganz bestimmter Intensivität nötig; je grösser diese äussere Kraft ist, eine um so stärkere Deformation führt dieselbe herbei. Durch Veränderung des osmotischen Druckes im äusseren Medium haben wir die Möglichkeit, auch die die Formveränderung bedingende Kraft T zu verändern. Mit Hilfe unserer Experimente haben wir uns davon überzeugen können, dass der Grad der Formveränderung die Funktion der Kraft T darstellt.

Unsere Experimente überzeugen uns nicht nur davon, dass die Inachus-Spermien eine Elastizität aufweisen, d. h. einer Deformation widerstreben, sondern auch davon, dass diese Elastizität eine höchst vollkommene ist, d. h. dass nach Beseitigung der einwirkenden Kraft das Spermium seine frühere Gestalt wieder annimmt, ohne irgendwelche bleibende Änderungen zu zeigen. In dieser Hinsicht ist eines meiner Experimente besonders lehrreich. Nachdem ich ein in einer grossen Spermatophore liegenden und daher von anderen Nachbar-Spermien leicht zu unterscheidendes Spermium ins Auge gefasst hatte, experimentierte ich im Verlauf einer ganzen Stunde mit demselben, wobei ich wohl 20 Lösungen von verschiedener chemischer Beschaffenheit und von verschiedenem osmotischen Druck unter das Deckglas fliessen liess. Am Ende der Stunde erwies sich die Elastizität als ebenso vollkommen, wie zu Anfang: in 1 %iger

KNO_3-lösung quoll das Spermium bis zur Gestalt einer Kugel auf, welche in Seewasser wieder Fortsätze bis zur normalen Grösse ausstreckte.

Die Erscheinung der Formveränderung in Abhängigkeit vom osmotischen Druck lässt sich bei den Spermien sämtlicher Decapoden konstatieren und überall wiederholt sich die Grundtatsache: um eine bestimmte Formveränderung zu erzielen, ist eine bestimmte Kraft (der innere Turgor T) nötig, was bei einem bestimmten osmotischen Druck des äusseren Mediums zutrifft. Doch ist die Elastizität des festen Skeletts nicht in allen Spermien eine so vollkommene, wie in denen von Inachus, bei welchem nach Aufheben des starken Druckes, welcher die Zelle Kugelform anzunehmen zwingt, die frühere normale Form wiederkehrt, ohne irgend bleibende Änderungen zu erleiden. In den meisten anderen Fällen ruft eine jede bedeutendere Deformation mehr oder weniger scharf ausgeprägte bleibende Änderungen im festen Skelett hervor und die Zelle ist ihre frühere Form anzunehmen schon nicht mehr im Stande, wie Wachs nicht mehr zu seiner früheren, gewaltsam veränderten Gestalt zurückkehren kann.

Unter den S. contracta cephalacantha ist es mir gelungen, mehrere solche zu finden, deren festes Skeltt eine ebenso vollkommene Elastizität aufwies, wie das der Inachus-Spermien. Auf der Fig. 12, 13 gebe ich die Abhängigkeit der äusseren Form des Spermiums vom osmotischen Druck bei Homola cuvieri und Dromia vulgaris wieder. Die Spermien von Dromia sind mit drei kurzen, die von Homola mit vier langen Kopffortsätzen versehen, und zwar sind drei der letzteren der Peripherie angeheftet, der vierte aber nach vorn gerichtet (vergl. Fig. 5 u. 6, Taf. XXIX). An den Spermien von Inachus scorpio können wir folgende, uns bekannten Tatsachen konstatieren: bei Verminderung des osmotischen Druckes ziehen dieselben ihre Fortsätze ein, ihre Gestalt nähert sich der kugelförmigen, ihr Volumen wird grösser; nur bilden sich im letzten Stadium gewöhnlich keine Vakuolen. Das kugelige Stadium lässt sich, wie dies auch zu erwarten stand, in den verschiedenen Fällen durch verschiedenen osmotischen Druck erreichen: bei Inachus in 1 %-iger KNO_3-lösung, bei Homola in 0,75 %-iger, bei Dromia

in 1,25 %-iger. Wie oben bereits bemerkt wurde, ist die Elastizität in diesen Fällen eine sehr vollkommene: man kann das

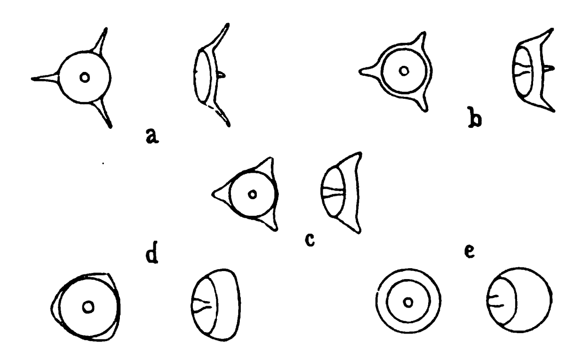


Fig. 12. Spermien von Dromia vulgaris in verschiedenen KNO_3-Lösungen: a = 5 %, b = 3 %, c = 2 %, d = 1,5 %, e = 1,25 %.

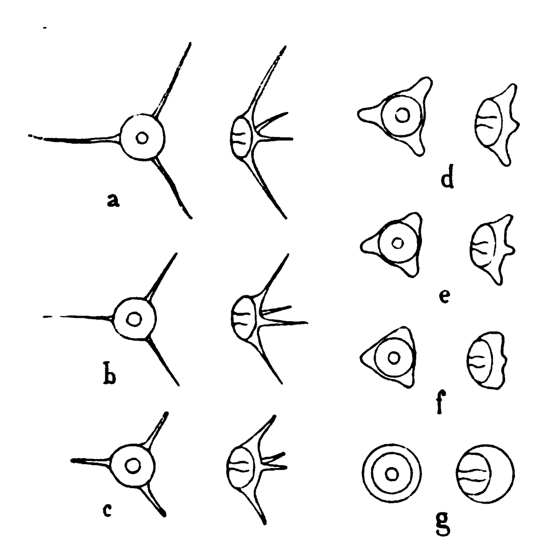


Fig. 13. Spermien von Homola cuvieri in verschiedenen KNO_3-Lösungen: a = 5 %, b = 3 %, c = 2 %, d = 1,5 %, e = 1,25 %, f = 1 %, g = 0,75 %.

Spermium mehrere Male vom normalen in den kugeligen Zustand überführen und umgekehrt, ohne irgendwelche bleibende Änderungen konstatieren zu können.

Weniger vollkommen ist die Elastizität des Skeletts solcher S. contracta cephalacantha, welche sich durch sehr lange und dünne Fortsätze auszeichnen. In einigen Fällen ziehen sich diese langen Fortsätze endlich doch ganz ein und das Spermium nimmt kugelige Gestalt an. Doch stellt sich beim Zurückführen in Seewasser (oder isotonische Lösung) die Gestalt unvollkommen, mehr oder weniger missgestaltig wieder her: das feste Skelett hat augenscheinlich eine Beschädigung erlitten. (Maja verrucosa[1]), Herbstia condyliata).

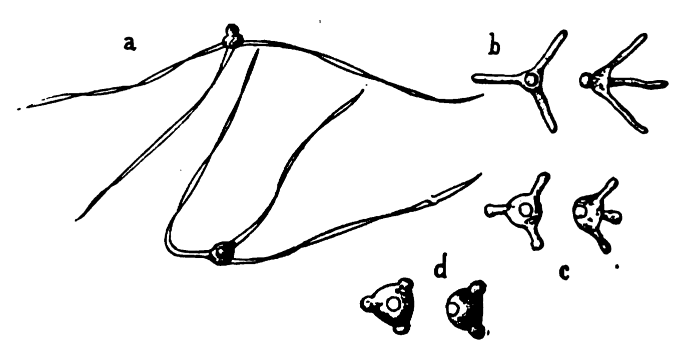


Fig. 14. Spermium von Ilia nucleus in verschiedenen KNO_3-Lösungen: a = 5%, b = 1,5%, c = 1%, d = 0,5%.

In anderen Fällen gelingt es überhaupt nicht, durch Verminderung des äusseren osmotischen Druckes die Spermien zur Annahme der kugeligen Gestalt zu bringen: die Zelle platzt eher. Auf Textfig. 14 ist die Formveränderung der Spermien von Ilia nucleus, bei welchen sich an den kleinen Körpern drei sehr

[1]) Ich will die Gelegenheit benützen, um hier auf den Fehler hinzuweisen, in den A. Labbé (1903) verfallen ist, welcher an Decapodenspermien Untersuchungen angestellt hat, ohne die Abhängigkeit ihrer Form vom osmotischen Druck zu berücksichtigen. Labbé beschreibt für Maja zwei Formen von Spermien: eupyrene und apyrene, d. h. kernhaltige und kernlose Spermien. Bei genauerer Betrachtung der die letzteren darstellenden Abbildungen können wir uns davon überzeugen, dass den Labbéschen apyrenen Spermien keineswegs der Kopf (der Kern) fehlt, sondern lediglich die Fortsätze, welche hier eingezogen sind. Statt nämlich seine Beobachtungen an lebenden Spermien nach Möglichkeit in „physiologischen“ Lösungen anzustellen, wandte Labbé eine sehr grobe Methode an: er beobachtete dieselben in destilliertem, mit Eisessig etwas angesäuertem Wasser, ohne selbst die Möglichkeit einer Veränderung durch eine solche schroffe Behandlung vorauszusehen.

lange Fortsätze anheften, abgebildet. In der 1 %-igen KNO_3-Lösung ist ihre Form noch sehr weit von der kugeligen entfernt und selbst eine weitere Verdünnung ruft nicht ein Einziehen, sondern bloss eine interessante Veränderung der Fortsätze hervor: am Ende eines jeden von ihnen bildet sich eine keulenförmige Anschwellung und das ganze Spermium gewinnt die Gestalt eines Tropfens, dem drei kleinere Tropfen anhaften (Fig. 14 d). Augenscheinlich verhindert das Skelett hier das flüssige Protoplasma daran, zu einem grösseren Tropfen zusammenzufliessen und dasselbe bleibt in drei kleinere eingeteilt. Doch ist die Elastizität auch in diesem Falle eine verhältnismässig vollkommene: die Spermien, welche bereits einige Zeit in 0,5 %iger KNO_3-Lösung gelegen haben (Fig. 14d), strecken nach Ueberführung in Seewasser (oder 5 % KNO^3) ihre Fortsätze wieder aus, doch haben dieselben nicht mehr ihre frühere Grösse und sind anormal gewunden.

Bei den S. deracantha (ich habe nur an den S. erecta der Galatheidae und Paguridae diesbezügliche Beobachtungen angestellt) ist die Elastizität des festen Skeletts überhaupt eine unvollkommene und sie halten keinen bedeutenden Turgor bei starker Verminderung des osmotischen Druckes im äusseren Medium aus. Dieses hat sowohl für den Kopf, als auch für die Halsfortsätze Gültigkeit. Bei Eupagurus Prideauxii (Textfig. 15) ist der stark gestreckte Hals meist schraubenförmig gewunden, wobei man in Seewasser 3—5 Schraubenwindungen bemerken kann (diese Schraubenwindungen sind nicht mit dem formativen Spiralfaden, welchen wir auf Fig. 14, Taf. XXVII bemerken können und der auch auf Textfig. 15 angedeutet ist, zu verwechseln). Die drei langen Halsfortsätze sind ebenfalls spiralig gewunden. Bei der Übertragung in 3 %ige KNO_3-Lösung (Fig 15b) macht sich bei Verringerung der Zahl der Schraubenwindungen eine Verkürzung und ein Anquellen des Kopfes bemerkbar. In 2 % KNO_3 (Fig. 15c) bleiben nicht mehr wie zwei Windungen übrig, welche später ebenfalls gänzlich verschwinden, wodurch der Kopf die Gestalt eines kurzen dicken Zylinders annimmt (Fig. 15d, entspr. 1,25 % KNO_3). Der so veränderte Kopf kann sich bei einer weiteren Behandlung mit stärkeren Lösungen ausstrecken, doch bilden sich keine Schraubenwindungen mehr und das Spermium behält überhaupt sein unnatürliches Aussehen bei. Eine

weitere regelmässige Verkürzung des Kopfes lässt sich aber nun nicht mehr erzielen, sondern bei Verdünnung der Lösung bläht er sich zu einer kugeligen Blase auf (Fig. 15e) und lässt sich nun durch keinerlei Veränderungen der Konzentration zum Ausziehen bringen: augenscheinlich wird das feste Skelett bei diesem Aufblasen beschädigt, ja völlig zerstört.

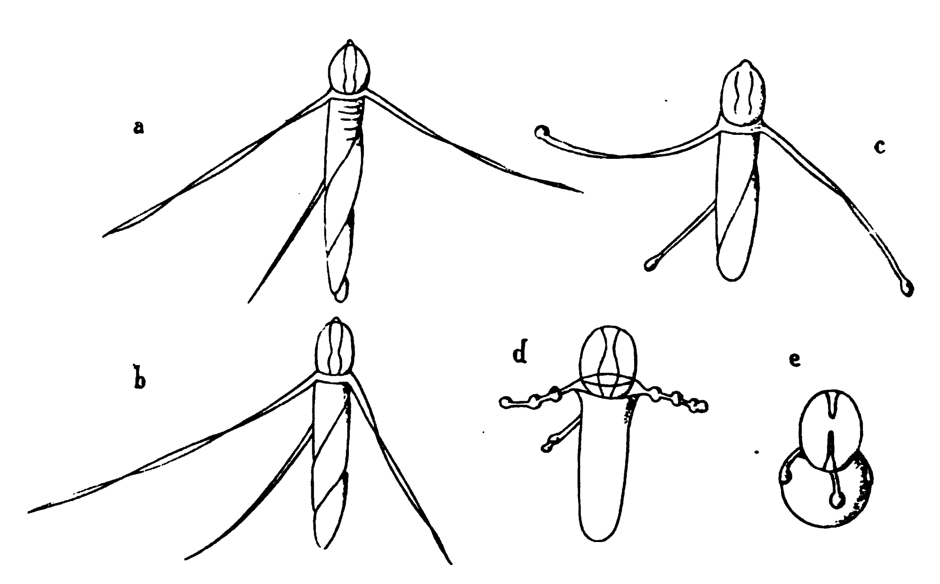


Fig. 15. Spermium von Epagurus Prideauxii in verschiedenen KNO_3-Lösungen: a = 5%, b = 3%, c = 2%, d = 1,25%, e = 1%.

Was die Fortsätze anbetrifft, so verkürzen sich dieselben in den Anfangsstadien nur wenig und werden dabei gerade. Auf Fig. 15c können wir dieselbe charakteristische Anschwellung ihrer distalen Enden, wie bei Ilia nucleus (Textgg. 14) beobachten; augenscheinlich bläht sich hier ein Tröpfchen flüssigen Protoplasmas auf. Sehr häufig wird der Fortsatz von einer ganzen Reihe solcher Anschwellungen bedeckt; das ganze Bild erinnert an einen in Wasser getauchten fettigen Faden, auf den nun eine ganze Reihe Tröpfchen, wie Perlen auf einer Perlenschnur, aufgereiht sind (Textfig. 15d). Und mir scheint, dieser Vergleich wäre nicht nur bildlich zu nehmen, sondern er entspricht dem eigentlichen Wesen der Erscheinung. Wie wir im nächsten Paragraphen sehen werden, wird die Grundlage eines jeden Fortsatzes von

einem festen, von flüssigem Protoplasma umgebenen, Faden (oder einem Bündel solcher Fäden) gebildet. Da dieses Protoplasma bei Vergrösserung des inneren Turgors dank dem festen Faden nicht die Möglichkeit hat mit dem des Spermienkörpers in einen grösseren Tropfen zusammenzufliessen, so zerfällt dasselbe in eine Reihe kleiner, dem Skelettfaden anhaftender Tröpfchen.

Noch häufiger aber, als eine solche Aufreihung flüssiger Tröpfchen auf den Skelettfaden, kann man beobachten, wie sich der verkürzte, bisweilen mit einem angeschwollenen Ende versehene Faden dem Kopf adhäriert, wie dies auf Fig. 15e veranschaulicht ist. Die Form der, wie auf Fig. 15d und 15e veränderten Fäden stellt sich bei Übertragung der Spermien in Seewasser nicht wieder her. Was die Kapsel anbetrifft, so wissen wir, dass dieselbe von einer festen Chitinhülle umgeben ist; bei Verminderung des osmotischen Druckes quillt dieselbe zwar an, doch unbedeutend. Häufig findet hierbei die Ausstülpung der Kapsel statt, doch werde ich auf diesen Vorgang im dritten Kapitel genauer zu sprechen kommen.

Obwohl die einzelnen Abbildungen der Fig. 15a—e auch als ganz bestimmten KNO_3-Lösungen entsprechend bezeichnet sind, so ist diese Bestimmtheit doch nur eine verhältnismässige. Das feste Skelett dieser Spermien ist augenscheinlich zu zart und zu sehr individuellen Schwankungen unterworfen. Schon in 3% KNO_3 können viele Spermien den hohen Druck nicht vertragen und nehmen eine Gestalt an, wie sie in Fig. 15e abgebildet ist. Überhaupt sind die S. erecta deracantha wenig zum Studium des osmotischen Druckes geeignet und ich würde es nicht übernehmen, beim Betrachten eines Präparats genau die Höhe des osmotischen Druckes der Lösung anzugeben.

Auf die Spermien von Munida rugosa, deren Kopf und Halsfortsätze ungefähr denselben Bau wie die von Eupagurus aufweisen (Fig. 21, Taf. XXVIII), übt die Veränderung des osmotischen Druckes auch ziemlich dieselbe Wirkung aus. Auf die Spermien von Galathea muss etwas näher eingegangen werden. Ihr Kopf zeichnet sich im Seewasser durch ausserordentlich zarte und feine Falten aus (Fig. 8, Taf. XXVIII). Schon bei unbedeutender Verminderung des osmotischen Druckes verschwinden diese Falten, wobei der Kopf zu einer Blase aufquillt, und es lässt sich auch durch eine folgende Erhöhung des osmotischen Druckes

die komplizierte Struktur nicht wieder herstellen. Die Fortsätze verwandeln sich hierbei zuweilen in ebensolche „Perlenschnüre“, wie bei Eupagurus (Textfig. 15 d). Noch häufiger legen sich dieselben aber an den bis zu kugelförmiger Gestalt aufgequollenen Kopf an. Dieser Prozess ist am besten ohne weitere Erläuterungen aus Textfig. 16 a—e ersichtlich, man kann deutlich verfolgen, wie ein Faden nach dem anderen sich an den Kopf anlegt. Physikalisch wird in diesem Falle derselbe Erfolg wie beim Einziehen der Fortsätze erreicht: das ganze Protoplasma, sowohl des Kopfes als auch des Halses, verwandelt sich in einen grossen kugeligen Tropfen und nur die verhältnismässig wenig veränderte Chitinkapsel ragt aus diesem Tropfen heraus. Übrigens kann auch die Chitinkapsel mit dem Kopfe zusammen in einen gemeinsamen Tropfen zusammengezogen werden, wie dies aus Textfig. 16 d und 16 e ersichtlich. Es erweist sich, dass dies nur dank der Bildung grosser Vakuolen unter der stark anquellenden äusseren semipermeablen Protoplasmahülle möglich ist, welche, wie dies besonders deutlich eben aus diesen Experimenten hervorgeht, in einer ununterbrochenen Schicht sowohl Kopf, als Hals und Schwanzkapsel einhüllt (vergl. ebenfalls Fig. 20, 21 u. 36, Taf. XXVII und Fig. 18, 19, 20 und 24, Taf. XXVIII). Wenn man die auf Fig. 16 d und 16 e abgebildeten Spermien in Seewasser bringt, so verschwindet die Vakuole, die Protoplasmahülle schmiegt sich wieder der Kapsel, dem Kopf und dem Halse an, doch können die Halsfortsätze nicht mehr ausgestreckt werden, ebensowenig wie der Kopf seine frühere Gestalt annimmt.

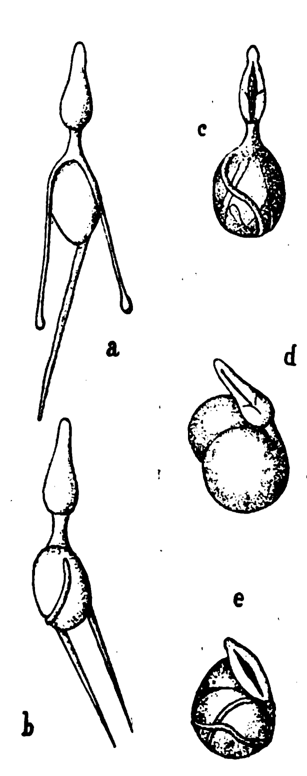


Fig. 16.
Spermien von Galathea in hyptonischen Lösungen: a—c = Anlegen der Fortsätze an den Kopf, d—e = Aufblasen der Vakuole.

Bis jetzt haben wir bei unseren Experimenten immer angenommen, dass das Protoplasma der Spermien durchaus zum Typus der „semipermeablen“ Membranen gehöre, d. h. dass dasselbe, ohne dem Durchdringen des Wassers irgendwie hinderlich zu sein, für die im Wasser, sowohl in der Zelle als auch ausserhalb derselben, aufgelösten Stoffe absolut impermeabel sei. Nur dank einer solchen Semipermeabilität wird eine Wiederherstellung der inneren Turgors der Zelle erst möglich. Was würde eintreten, wenn das Protoplasma für die in ihr oder in ihren Vakuolen aufgelösten Stoffe permeabel wäre? Bei einer Verminderung des osmotischen Druckes im äusseren Medium würde das Gleichgewicht nicht durch Aufblasen des Skeletts und Eindringen des Wassers in die Zelle, sondern durch Auswandern der überschüssigen Moleküle und Ionen aus der Zelle wieder hergestellt werden. Die Zelle würde wie eine durchlöcherte Blase, die nicht aufgeblasen werden kann, funktionieren. Was würde eintreten, wenn das Protoplasma sich als für die im äusseren Medium aufgelösten Stoffe permeabel erwiese? In diesem Falle würde das Gegenteil stattfinden: die Moleküle und Ionen würden allmählich aus dem äusseren Medium ins Innere der Zelle einwandern, um das Gleichgewicht mit dem Drucke von aussen wieder herzustellen.

Ein solcher Fall kann auch wirklich zuweilen eintreten und ein allmähliches Aufblasen des Spermiums in solchen Lösungen, welche, als mit dem Seewasser isotonisch, anfangs keinerlei Veränderungen in der Form des Spermiums herbeiführen, hervorrufen. So sehen wir denn, dass man, um sich davon zu überzeugen, ob das Protoplasma für den gegebenen Stoff impermeabel sei, die Spermien in einer mit Seewasser isotonischen Lösung des betreffenden Stoffes belassen muss. Wenn nach Verlauf längerer Zeit keinerlei Veränderungen der Form der Spermien vor sich gegangen ist, so ist dies der beste Beweis dafür, dass das Protoplasma für den gegebenen Stoff impermeabel ist; wenn dagegen die Spermien anfangen aufzuquellen, so ist folglich das Protoplasma für den gegebenen Stoff permeabel.

Ich werde meine diesbezüglichen Experimente nicht genauer beschreiben. Ich will nur darauf hinweisen, dass die im Seewasser aufgelösten Stoffe (in ihrer Gesamtheit) durch die Zellmembran durchzudringen nicht imstande sind. Viele Krebse entleeren ihre Spermien in Spermatophoren direkt ins Seewasser,

wobei die Spermatophoren oft wochenlang am Chitin des Weibchens angeheftet bleiben; ich liess Decapodenspermien viele Tage in Seewasser liegen, ohne nur die geringste Formveränderung an ihnen bemerken zu können, ehe der Fäulnisprozess eintrat. Ebenso bewahrten die Spermien tagelang ihre Form in mit Seewasser isotonischen Lösungen von $CaCl_2$, $MgSO_4$, kürzere Zeit auch in KNO_3 ect. Von den Stoffen, welche zweifellos in die Zelle eindringen, will ich nur auf das Glyzerin und teilweise auf Rohrzucker hinweisen. Die mit Glyzerin angestellten Experminente sind besonders charakteristisch und ich will daher etwas näher auf dieselben eingehen.

Man kann annehmen, dass eine 7%ige Glyzerinlösung ungefähr dem Seewasser isotonisch ist. Wenn wir nun die Spermien von Inachus, Dromia oder Galathea in dieser Lösung einige Zeit liegen lassen, so lässt sich anfangs keinerlei Veränderung an denselben konstatieren. Doch machen sich dieselben bereits am Ende der ersten Stunde bemerkbar: die Form der Spermien verändert sich in einer solchen Richtung, als wenn der äussere osmotische Druck sich allmählich verminderte, und nach 2—3 Stunden verwandeln sich dieselben ebenso allmählich in Kugeln, welche immer mehr und mehr anquellen und zuletzt aufspringen. Augenscheinlich dringt das Glyzerin allmählich in das Protoplasma ein und der äussere osmotische Druck vermindert sich ebenso allmählich bis zur völligen Aufhebung. Setzen wir stärkere etwa 14%ige Glyzerinlösung zu, nachdem das Spermium bereits kugelige Gestalt angenommen hat: wenn wir es mit Spermien mit vollkommen elastischen Skeletten zu tun hatten, so kehren dieselben unverzüglich zu ihrer normalen Form zurück. Doch nach Verlauf einer gewissen Zeit nimmt das Spermium wieder Kugelform an, da dasselbe ausser ebensolcher 14%iger Glyzerinlösung wie die des äusseren Mediums, noch die im Protoplasma aufgelösten Stoffe enthält, welche nicht imstande sind, aus demselben hinauszudringen. Da der äussere osmotische Druck beim Eindringen des Glyzerins in das Protoplasma besonders schonend aufgehoben wird, so erscheint dies als die beste Methode, bei den Decapodenspermien eine kugelförmige Gestalt zu erhalten. Die auf den Tafeln abgebildeten kugeligen Spermien sind sämtliche nach auf diese Weise behandelten Spermien entworfen (cf. Fig. 20, 21 und 36, Taf. XXII und Fig. 18, 19, 20, 24, Taf. XXIII).

Da das Eindringen des Glyzerins in die Zelle eine sehr verbreitete, sich auf sämtliche Protoplasmahüllen erstreckende, Erscheinung darstellt, denke ich, dass man sehr viele Zellen auf diesem Wege zwingen kann, Kugelform anzunehmen.

Etwas näher will ich auch auf die Experimente mit Rohrzucker eingehen.

Nach eintägigem Liegen in einer 26 % igen Lösung dieses Stoffes (mit Seewasser isotonisch), bewahren die meisten Inachus-Spermien ihre Form. Doch bei einigen (ungefähr einem Viertel der ganzen Anzahl) bildet sich innerhalb des Halses, zwischen Kern

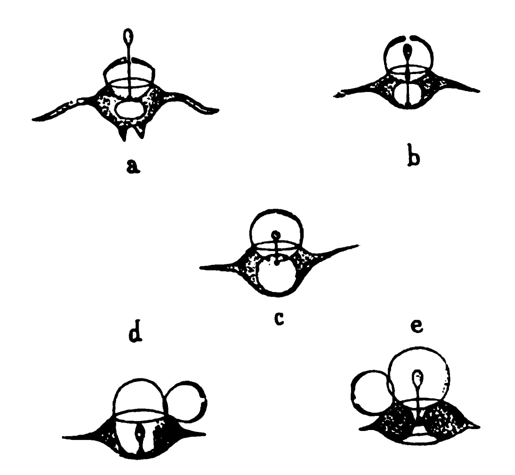


Fig. 17. Spermien von Inachus scorpio nach dem 24stündigen Aufenthalt in 26 % iger Rohrzuckerlösung.

und Kapsel, eine Vakuole, welche sich häufig ausserordentlich stark vergrössert, die Kapsel herausstösst und sie beiseite schiebt (Fig. 17 a—e). Die Kopffortsätze bleiben dabei ausgestreckt. Bei Überführung in eine stark hypertonische Lösung (10 % Na Cl) verschwinden die Vakuolen wieder und das Spermium nimmt überhaupt seine natürliche Form wieder an, allerdings nur wenn diese Form nicht schon zu sehr gelitten hat. Diese merkwürdige Bewegung ist, wie mir scheint, folgendermaßen zu erklären: Innerhalb des Spermiums befindet sich nicht eine, sondern mehrere, voneinander durch verschiedene semipermeable Protoplasmamembranen getrennte, osmotische Systeme. Für das Glyzerin

erweisen sich diese Membranen sämtlich als permeabel, doch dem Rohrzucker gegenüber zeigen dieselben ein verschiedenartiges Verhalten: das Protoplasma des Halses ist für denselben permeabel, wogegen das Karyoplasma des Kopfes sich als impermeabel erweist; daher quillt auch im Halse eine Vakuole auf, während der Kopf völlig unverändert ist und seine Fortsätze ausgestreckt bleiben.

In letzter Zeit zieht die Frage der Permeabilität des Protoplasmas immer mehr die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich, besonders nach den Untersuchungen Loebs (1903), welcher zeigte, dass die Gegenwart von Ionen einer Art die Ionen einer anderen Art am Eindringen in die Zelle hindert. Ich kann die Decapodenspermien als besonders geeignete Objekte für Untersuchungen in dieser Richtung empfehlen, da sich hier das Eindringen der Stoffe in das Protoplasma gleich an der leicht zu beobachtenden Formveränderung der Zellen erkennen lässt.

3. Das feste Skelett der Decapodenspermien.

Im vorhergehenden Paragraphen haben wir uns auf Grund physikalischer Experimente von dem Vorhandensein eines festen Skelettes in den Decapodenspermien überzeugen können. Diese Tatsache würde selbst in dem Falle als völlig zweifellos gelten können, wenn es uns nicht gelingen würde, durch unmittelbare Beobachtung irgendwelche Merkmale eines festen Skelettes zu entdecken; im vorhergehenden Paragraphen haben wir fast ganz vom Bau dieses Skelettes geschwiegen, mit dessen Studium wir uns nun beschäftigen wollen.

In erster Linie will ich darauf hinweisen, dass wir in keinem Spermientypus das Vorhandensein einer ununterbrochenen, festen, den Protoplasmakörper einhüllenden Membran konstatieren können, wie dies z. B. in Pflanzenzellen der Fall ist. Das Skelett besteht hier aus Fäden, Spiralen, Netzen etc., welche durch Adhäsion der Oberfläche des flüssigen Protoplasmas anhaften oder in demselben eingeschlossen sind, und ihr auf Grund derselben Gesetze, wie die Drahtfiguren in den Experimenten Plateaus eine bestimmte Form verleihen.

Um diese elastischen Fäden, Netze etc. sehen zu können, genügt es häufig, die Spermien in Serum, Seewasser oder einer isotonischen Lösung zu beobachten. Besonders deutlich treten dieselben in hypertonischen Lösungen hervor, wenn das Proto-

plasma sich kontrahiert; oben verglich ich dieses Hervortreten der formativen Fasern mit den Rippen an einem abgemagerten menschlichen Körper. Um solche Bilder zu erhalten, bediente ich mich meistens doppelt konzentrierten Seewassers, oder 10 % KNO_3, 10 % NaCl usw.; häufig erzielt man die besten Resultate

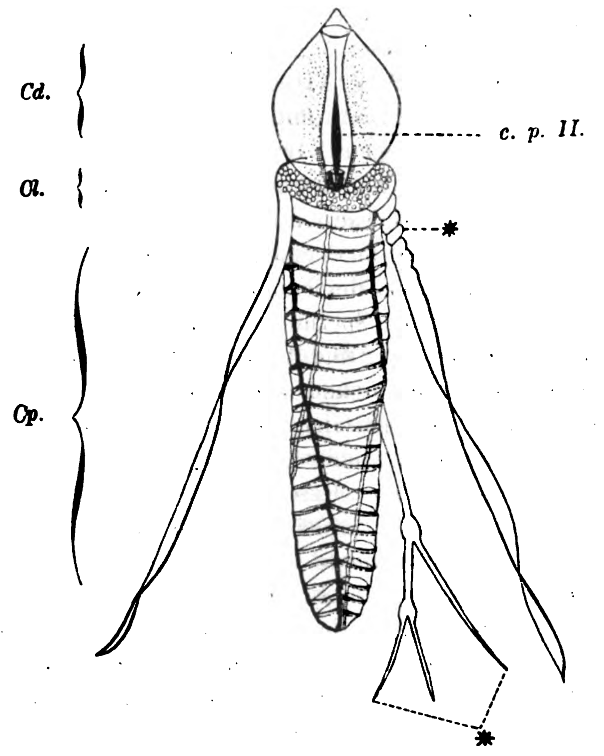


Fig. 18. Halbschematische Darstellung des Spermiums von Eupagurus prideauxii. Cd. = Schwanzkapsel, Cl. = Hals, Cp. = Kopf, c. d. II. = proximaler Teil des distalen Centralkörpers, * = Macerationspuren.

bei allmählicher Konzentration des Seewassers unter dem Deckglas durch langsames Austrocknen. Interessante Resultate ergibt auch die Maceration der Spermien. Zu diesem Zwecke unterzog ich die Spermien der chemischen Wirkung verschiedener Stoffe in mit Seewasser isotonischen Lösungen. Man kann diese Lösungen nicht erst auf Stücke des Hodens oder des Receptaculum seminis einwirken lassen, um dieselben erst dann zu zer-

zupfen, da die Spermien nach der Maceration außerordentlich zart sind und leicht zerstört werden können. Daher mußte ich frische Stückchen des Hodens oder des Rec. seminis in einem Tropfen der Lösung auf dem Objektträger zerzupfen und dasselbe dann für ein bis zwei Tage in eine feuchte Kammer bringen.

Zur Maceration bediente ich mich verschiedener Stoffe: angesäuertes Seewasser oder solches mit Spuren von KOH oder NH_4OH; 2,8 % NaCl; 4,25 % $NaNo_3$; 5 % KNO_3; 18,5 % $MgSO_4$; 9,2 % $K_3C_6H_5O_4$; 7 % $K_2C_2O_4$; 5 % $(NH_4)_2SO_4$; Zitronensäure, Oxalsäure 26 % Rohrzucker; Seewasser mit Spuren von Chloral-Hydrat, Chloroform und verschiedener Narkotica[1]).

Viele dieser Lösungen ergaben gar keine Resultate: so können die Spermien in oxalsaurem Kali, Magnesiumsulphat, Chlorcalcium u. a. ebenso wie in Seewasser lange liegen ohne ihre Form zu verändern — bis der Fäulnisprozeß eintritt. Zitronen- und Oxalsäure fixieren die Spermien in ihrem abgeänderten Aussehen. Glycerin, Rohrzucker und Ammoniumsulphat dringen durch die semipermeable Membran und verursachen meist ein Aufquellen und die Vernichtung der Spermien. Um eine wirkliche Maceration zu erzielen, ist es nötig, daß der Stoff sehr allmählich in das Protoplasma eindringt und dessen Zerstörung oder Aufhebung einer Adhäsion mit dem Skelett eher herbeigeführt als dass letzteres selbst eine bedeutende Deformation erleiden kann oder die Lösung einen chemischen Einfluß auf dasselbe ausübt. Die wertvollsten Resultate ergab in dieser Beziehung, besonders für die Spermien von Galathea und Munida, die Maceration in 9,2 % Trikaliumcitrat, welchen ich selber aus Zitronensäure und kohlensaurem Kali zu bereiten genötigt war; doch auch bei Anwendung der anderen von mir angeführten Lösungen erhielt ich bisweilen interessante Bilder.

Bei der Konservierung wird das Skelett gewöhnlich zu stark beschädigt und das Studium konservierten und gefärbten Materials ergibt daher keine befriedigenden Resultate, nur auf

[1]) Um mit Seewasser isotonische Lösungen zu erhalten, multiplizierte ich die Prozentzahl der mit 1 % KNO_3 isotonischen Lösungen mit 5. Natürlich blieben grobe Fehler dabei nicht aus; doch hatte das weiter keine Bedeutung, da die Form der Zellen selbst bei bedeutenden Schwankungen des hohen osmotischen Druckes sich nicht weiter verändert (so lässt sich kein Unterschied in der Form in 4 % bis 8 % KNO_3 bemerken).

dem Deckglas mit Osmiumsäuredämpfen fixierte und mit Gold-Ameisensäure gefärbte Präparate bieten bisweilen recht interessante Bilder.

Wir wollen mit der Beschreibung des festen Spermiumskelettes von Eupagurus Prideauxii beginnen, um dann zu einer allgemeinen Übersicht über den Bau des Skelettes des Kopfes, des Halses mit seinen Fortsätzen und der Kapsel mit seinen Zentralkörpern bei anderen Arten überzugehen.

Der Spermienkopf von Eupagurus hat die Gestalt eines langen, dreikantigen, der Längsachse nach leicht schraubenförmig gewundenen Prismas (oder einer Pyramide, Textfig. 18). Längs den Kanten des Prismas laufen drei longitudinale Fasern, die ich als Meridionalreifen bezeichnen werde. Zwischen diesen Fasern ist ein Spiralfaden ausgespannt, dessen Windungen in transversalen Ebenen liegen.

Textfig. 18 gibt das Schema des Spermiumskelettes wieder, welches aber mit dem, was mir an Goldpräparaten (Fig. 11a Taf. XXIX) zu beobachten gelang, fast völlig übereinstimmt.

Meistens gelingt es aber entweder nur die Meridionalreifen (Fig. 17, Taf. XXVII bezieht sich auf eine nah verwandte Art: Pagurus striatus), oder nur die Spirale zu sehen (Fig. 14 Taf. XXVII). Die Meridionalreifen liegen in denselben Schnittflächen, wie die Anheftungspunkte der Halsfortsätze; es ist nicht immer möglich, sich davon zu überzeugen, dass wir es wirklich mit drei, und nicht mit mehr solcher Reifen zu tun haben, ebenso, wie leicht Zweifel aufsteigen können, ob hier nicht mehrere Spiralfäden sich mit ihren Windungen abwechseln.

Wir können ein Drahtmodell des beschriebenen Skeletts, sagen wir in den Dimensionen der Abbildung, herstellen und uns davon überzeugen, dass dieses Modell, trotz der vorhandenen Öffnungen, mit einer Flüssigkeit, z. B. mit Öl angefüllt werden kann. Es liesse sich ein solches aus Draht angefertigtes Modell und eine solche Flüssigkeit ausfindig machen, dass es möglich würde, das Skelett durch Einführung einer grösseren Menge Flüssigkeit, ähnlich wie dies im Spermium von Eupagurus bei Erhöhung des Turgor der Fall ist (Fig. 15a—d), auszudehnen. Theoretisch wäre es nicht unmöglich einen so dehnbaren Faden zu finden, dass das Prisma bei einer genügenden Menge Flüssigkeit kugelige Gestalt an-

nehmen, bei einem Absaugen der Flüssigkeit aber wieder zu seiner früheren Form zurückkehren würde. Bei **Eupagurus** ist das Skelett jedoch nicht in dem Maße dehnbar; wird der innere Druck zu sehr erhöht, so werden die Fäden auf die eine oder andere Art zerstört und der Kopf nimmt, wenn er einmal die Kugelform erreicht hat, bei Überführung in Seewasser seine frühere Gestalt schon nicht mehr an (Fig. 15e).

Das Halsskelett besteht aus einem festen Dreieck, dessen Winkeln drei lange Fäden in die Fortsätze entsenden. Wenn bei einer Verminderung des äusseren osmotischen Druckes das flüssige Protoplasma in einzelne Tröpfchen zerfällt, so kann man deutlich sehen, dass der Faden nicht die ganze Dicke des Fortsatzes einnimmt. Bei der Maceration in NaCl erhielt ich einmal eine deutliche Spaltung der Fortsätze an den Enden in zwei bis drei und mehr Fasern; dies beweist, dass ein jeder der festen formativen Fäden der Fortsätze aus einer ganzen Anzahl Fasern besteht.

Auf Fig. 14, Taf. XXVII können wir an der Wurzel der Fortsätze eine spiralige Struktur erkennen. Daraus könnte man den Schluss ziehen, dass das Skelett des Fortsatzes ausser dem longitudinalen Achsenfaden noch aus einem anderen oberflächlichen Spiralfaden bestehe. Doch scheint mir eine solche Annahme überflüssig und ich glaube, dass sich der Achsenfaden bei dem auf Fig. 14, Taf. XXVII abgebildeten Spermium an einer Wurzel, dank der Zusammenziehung des Protoplasmas, anormaler Weise zu einer Spirale zusammengewunden hat; weiter unten werden wir sehen, dass die Fäden der Fortsätze sich durch dieses Bestreben auszeichnen.

Was die Schwanzkapsel betrifft, so ist dieselbe, ähnlich einer Pflanzenzelle, von einer ununterbrochenen Chitinhülle von ziemlich komplizierter Form umgeben; doch werden wir im dritten Kapitel näher auf dieselbe zu sprechen kommen. Auf Fig. 22, Taf. XXVII ist eine solche Kapsel, nach Bearbeitung durch kochende KOH, abgebildet.

Schon im vorigen Kapitel haben wir uns mit der komplizierten Struktur der Zentralkörper bei den **Paguridae** bekannt gemacht. Zweifellos sind dieselben feste Gebilde. Oder es wäre vielleicht richtiger die Centralkörper als aus festen, formativen Elementen mit einer, in letzteren eingeschlossenen, Flüssigkeit

zu bezeichnen, welche sich augenscheinlich vom flüssigen Protoplasma des Zellkörpers unterscheidet. Die Spirale des distalen Centralkörpers ist auch an lebenden Objekten und zwar sowohl im normalen Zustande (Fig. 19, Taf. XXVII) als auch besonders deutlich bei der Ausstossung (Fig. 18, Taf. XXVII) sichtbar. Doch am schönsten tritt diese Spirale an Hämatoxylinpräparaten hervor. (Fig. 10, Taf. XXVI.)

Nachdem wir nun einen allgemeinen Überblick über den Bau des Spermienskelettes von Eupagurus gewonnen haben, wollen wir unsere Aufmerksamkeit jetzt den Abweichungen seiner einzelnen Abschnitte bei den Spermien anderer Arten zuwenden. Wir wollen mit dem Kopfe beginnen.

Einen ebenso langgestreckten Kopf, wie bei Eupagurus finden wir auch bei den meisten übrigen Paguridae und bei Munida rugosa wieder. In diesen Fällen können wir ebenfalls meistens eine dreikantige Kopfform und das Vorhandensein derselben zwei Bestandteile des Skelettes: der Meridionalreifen und der Spirale, konstatieren. Die Windungen der Spirale liegen bisweilen nicht in transversalen Schnittflächen, sondern ändern ihre Richtung, so dass der Faden z. B. von einer Kante zur anderen in transversaler Ebene verläuft, von dieser Kante zur dritten seine Richtung ändert, nach vorne abbiegt, um von letzterer wieder zur ersten Kante zurückzukehren. Es bietet bedeutende Schwierigkeiten z. B., den Bau des Skelettes eines erwachsenen Spermiums von Munida rugosa (Fig. 21, Taf. XXVIII) zu erkennen. In der Ebene zwischen zwei Kanten ist die Richtung der Fasern eine beinahe longitudinale, an den Kanten selbst eine beinahe transversale. Eine ebensolche longitudinale Richtung der Fasern können wir auch am Kopf eines jungen Spermiums auf Fig. 23, Taf. XXVIII bemerken, wo gerade der mittlere Teil der Oberfläche zwischen den Kanten abgebildet ist. Wenn wir unsere Aufmerksamkeit einem noch früheren Stadium zuwenden (Fig. 22, Taf. XXVIII), können wir uns davon überzeugen, dass auch hier dem Kopfskelett ein Spiralfaden zu Grunde liegt, dessen Windungen ursprünglich in transversaler Ebene liegen.

Das Vorhandensein dreier Meridionalreifen im Kopfe wird bisweilen erst durch Spaltung des Vorderendes des Kopfes in drei

Fortsätze an den Tag gelegt (Fig. 17, Taf. XXVII). In noch anormaleren Fällen, besonders bei Herabsetzung des inneren Turgors (im Seewasser 2) wird zuweilen das ganze Skelett zerrissen und die einzelnen Fasern starren als Fortsätze auseinander (Fig. 29, Taf. XXVII); nur einige dieser Fasern repräsentieren augenscheinlich die Meridionalreifen, die übrigen sind als Fragmente der Spirale aufzufassen.

Der Unterschied zwischen den Meridionalreifen und der Spirale tritt deutlich im Bau der Galathea-Spermien zutage. Der Kopf dieses Spermiums zeichnet sich durch eine ausserordentlich komplizierte gewundene Form, mit schneidenden Kanten und Falten, aus. Die Fig. 8, Taf. XXVIII gibt uns höchst unvollkommen die komplizierten und zarten Windungen dieses Kopfes wieder. Schon unter normalen Umständen im Seewasser lässt sich eine zarte Querstrichelung, die auf einen Spiralfaden hinweist, deutlich erkennen. Doch auf ein Vorhandensein von Meridionalreifen können wir nur auf Grund der hervortretenden Längsrippen schliessen.

Der Spiralfaden (es wäre genauer, denselben als Querfaden zu bezeichnen, da ich keine direkten Beweise ihrer Vereinigung zu einer Spirale bei Galathea anführen kann) ist sehr zart und nur in Seewasser oder bei höchster Konzentration bemerkbar; bei Erhöhung des inneren Turgors aber wird derselbe durch den Druck gesprengt; ebenso üben auch die meisten Mazerierungsflüssigkeiten einen zerstörenden Einfluss auf denselben aus. Bedeutend dauerhafter sind die Meridionalreifen und lassen sich dieselben leicht durch Mazeration in Trikaliumzitrat in Gestalt dreier leicht gewellter oder spiralig gewundener Fäden blosslegen (Fig. 12—14, Taf. XXVIII). Auf diesen Abbildungen lassen sich schon keine Querfäden mehr, sondern ausschliesslich nur die Meridionalreifen erkennen. Auf Fig. 12, Taf. XXVIII haben sich zwei Reifen bereits abgelöst und treten als deutlich gewundene Fäden zutage; der dritte ist noch nicht zu bemerken, dafür ist auch die durch ihn bedingte, leicht gewellte Kante, welche wir am unberührten Spermium beobachten konnten, noch nicht verschwunden. Es kommt zuwelen vor, dass ein solcher Reifen vor den Augen des Beobachters in Gestalt eines Fadens abspringt, worauf die von demselben gehaltene Kante sich sogleich ebnet und der Kopf die Gestalt einer Kugel an-

nimmt, deren Oberfläche drei Reifen anhaften (Fig. 13, Taf. XXVIII). Bei einem weiteren Aufquellen des schon des Skelettes beraubten Kopfes bleiben diese Reifen meist mit dem Halsskelett verbunden (Fig. 14, Taf. XXVIII). Sie zeichnen sich durch eine solche Dauerhaftigkeit aus, dass sie nicht selten selbst nach vollständiger Zerstörung des Kopfes und der Halsfortsätze noch bestehen bleiben (Fig. 16, Taf. XXVIII).

Viel lehrreiches bietet auch der Bau des Kopfes bei einigen S. cephalacantha. Bei Dromia vulgaris tritt dieses schon in Seewasser sichtbare Skelett besonders deutlich in hypertonischen Lösungen hervor. Aus Fig. 57a—c, Taf. XXVIII können wir ersehen, dass ein jeder Kopffortsatz (deren meist drei, seltener zwei, sogar einer vorhanden sind) von einem Spiralfaden mit breiten Proximal- und engen Distalwindungen umgeben wird. Es ist verständlich, dass bei einer Erhöhung des inneren Turgors, welcher die Oberfläche möglichst zu verkleinern, d. h. die Zelle in eine Kugel zu verwandeln strebt, die proximalen Windungen ausgezogen, die distalen dagegen verengt werden müssen und dass sich die ganze Spirale auf diese Weise zusammenlegt und an der Oberfläche der Kugel herangezogen wird. Dies trifft auch wirklich in 1,25 %iger KNO_3-Lösung ein. Dank der Dehnbarkeit und vollkommenen Elastizität der Skelettfäden dehnen sich die auf diese Weise zusammengelegten Spiralen bei Verminderung des Turgors wieder aus.

Theoretisch wäre es nicht schwer, das Modell eines Dromiaspermiums anzufertigen, indem man einem flüssigen Tropfen drei Spiralen, in welche die Flüssigkeit eindringt, adhäriert; durch Vergrösserung und Verkleinerung des Tropfens, was z. B. durch Adhäsion desselben an eine Pipette erreicht werden kann, lassen sich an diesem Modell im Zusammenhang mit dem Druck dieselben Veränderungen der äusseren Form wie an den Spermien von Dromia vulgaris erzielen (Fig. 13 S. 447).

Das Vorhandensein eines ebensolchen Skelettes der Halsfortsätze können wir bei Homola Cuvieri und Herbstia condyliata konstatieren (Fig. 33—35, Taf. XXVIII). In den Spermien von Inachus scorpio konnte ich weder in Seewasser noch in konzentrierteren Lösungen Skelettspiralen entdecken. Doch springen dise Spiralen bisweilen bei der Maceration ab. Auf Fig. 42a, Taf. XXVIII ist ein Spermium, welches drei Stunden

lang in 7 %iger Glycerinlösung gelegen hatte, abgebildet. Das Glycerin ist in die Zelle eingedrungen, wodurch T — der Überschuss des inneren Druckes über den äusseren — vergrössert ist und das Spermium Kugelgestalt angenommen hat. Die Spiralen der Fortsätze haben sich an zwei Stellen losgelöst; an den Stellen aber, wo dieselben noch fest anliegen, bemerken wir Vertiefungen, die zusammengelegten Spiralen verhindern an diesen Stellen das Spermium am Aufquellen.

Der eben beschriebene Bau des Skeletts der Kopffortsätze steht augenscheinlich mit ihrer Dehnbarkeit und der Vollkommenheit ihrer Elastizität in engstem Zusammenhange. In denjenigen Spermien, deren Fortsätze keine so vollkommene Elastizität zeigen, ist auch der Bau des Skelettes der Fortsätze ein anderer. Jedem Fortsatz liegen ein, zwei oder mehrere Skelettfäden zu Grunde, welche häufig umeinandergewunden sind, doch keine regelmässigen Spiralen bilden (Maja verrucosa, Fig. 30, 31, 32, Taf. XXVIII). Die äussere Form des Spermiums bleibt auch bei dieser Struktur dieselbe; doch kann sich die Form hier in weniger weiten Grenzen verändern und wird, wenn das Spermium einmal Kugelgestalt angenommen hat, nicht mehr wieder hergestellt.

Der eigentliche Hals (ohne die Fortsätze) erreicht bei den meisten von mir untersuchten Arten keine bedeutenden Dimensionen und ausser dem für Eupagurus beschriebenen Dreieck, welches die Wurzeln der Fortsätze verbindet, gelingt es keinerlei Skelettbildungen in denselben zu entdecken. Besagtes Dreieck ist bei Homarus deutlich sichtbar, bei welchem wir ihn an gefärbten Präparaten bemerken können (Fig. 14b, Taf. XXVI). Bei Scyllarus setzen sich die Wurzeln der Fortsätze, deren Skelettfäden unter einander durch einen Ring verbunden sind in den Hals fort (Fig. 38, Taf. XXVII und Fig. 19—21, Taf. XXV). Die bedeutendsten Dimensionen erreicht der Hals bei Galathea, wo er die Form eines ausgezogenen Säulchens hat. Eine solche Form desselben wird einerseits durch einen Spiralfaden, den an einem in Rohrzucker mazerierten Präparat zu entdecken mir gelang (Fig. 17, Taf. XXVIII), andererseits, augenscheinlich durch einen Chitinzylinder bedingt; übrigens ist ein Vorhandensein des letzteren für mich noch keineswegs zweifellos.

Einem jeden Halsfortsatz liegt eine feste Faser zu Grunde. Diese Faser zeigt die Tendenz sich spiralig zusammenzuwinden. Ein ebensolches Zusammenwinden ist auch für den Normalzustand bezeichnend, wie man dies an sämtlichen Spermien der Paguridae, Galathea, Munida u. a. schon im Seewasser beobachten kann. Bei Verstärkung des inneren Turgors windet sich die Spirale etwas stärker zusammen, wodurch die Fortsätze verkürzt werden; dies ist schon ein Zwangszustand, welcher nach Aufhebung der wirkenden Kraft wieder zum natürlichen zurückkehrt. Doch bisweilen wird ein solches Zusammenwinden durch die chemische Wirkung der Mazerationsflüssigkeiten herbeigeführt; so sehen wir z. B. auf Fig. 14, Taf. XXVIII die durch die Wirkung von Trikaliumzitrat in Spiralen verwandelten Fortsätze bei Galathea. Ich erinnere daran, dass die sogenannten „elastischen" Fasern des Bindegewebes sich bei Einwirkung vieler Reagenten in Spiralen verwandeln.

Eine interessante Erscheinung können wir auf Fig. 43, Taf. XXVII, welche ein Spermium von Gebia litoralis nach eintägiger Mazeration durch Trikalium darstellt, beobachten. Das Spermium ist aufgequollen und weist nur einen ausgestreckten Fortsatz auf, dessen Skelettfaden auf chemischem Wege sich in eine Spirale umgewandelt hat. Das flüssige Protoplasma ist an den Spermienkörper herangezogen und füllt nur noch die Basis der Spirale aus; zwischen der Mitte und dem distalen Ende ist jedoch ein flüssiges Tröpfchen hängen geblieben. — Auf Fig. 42a und b ist die schon leere Spirale abgebildet, welche sich vor meinen Augen — augenscheinlich durch chemische Einwirkung — zusammenpresste.

Die Gestalt der Kapsel ist eine sehr mannigfaltige und wird in allen Fällen hauptsächlich durch das Chitinskelett bedingt; doch entwickeln sich als Ergänzung zu der Chitinhülle häufig auch Fäden. Bei Galathea treten dieselben bei der Mazerierung in Trikaliumzitrat zutage (Fig. 15, Taf. XXVIII). Hier sind es drei, der Zahl der Fortsätze und Meridionalreifen entsprechend.

Das Vorhandensein von Fäden neben einer unterbrochenen Hülle darf uns nicht Wunder nehmen. Ich erinnere nur an die Gefässe bei Pflanzen, in deren Membran häufig Spiralfäden

oder spiralige Verdickungen zur Erhöhung der Festigkeit zur Entwicklung gelangen.

Die Zentralkörper, die ich ebenfalls für feste Gebilde halte, weisen ebenfalls eine mannigfaltige Form auf, wie wir dies schon beim Studium gefärbter Präparate gesehen haben. Das Studium lebender Objekte ergänzt unsere Kenntnisse nur wenig. Ich empfehle nur die charakteristischen ringförmigen Einschnürungen am distalen Zentralkörper bei Paguristes maculatus (Fig. 29, 30, 32, Taf. XXVII) und die (spiralige?) Querstreifung des ausgestossenen Zentralkörpers bei Galathea (Fig. 11, Taf. XXVIII) der Beachtung des Lesers.

Sowohl in dem Vorhergehenden, als auch in meiner vorläufigen Mitteilung (Biologisches Centralblatt 1903) bezeichne ich die das Zellskelett bildenden formativen Fäden und Netze als elastisch. Diese Bezeichnung muss im physikalischen Sinne aufgefasst werden, sie deutet auf das Hauptmerkmal des festen Zustandes — d. h. das Widerstreben gegen eine Deformation. Die Physiker haben schon längst auf die übliche falsche Anwendung des Terminus „elastisch" im Sinne von „dehnbar" hingewiesen.[1] Leider ist dieser Terminus gerade in dieser, von den Physikern verworfenen Bedeutung, in der Histologie üblich: alle Fasern des Bindegewebes sind fest und elastisch, diejenigen aber, welche die Histologen als solche bezeichnen, sind nur dehnbarer; wie Triepel[2]) bewiesen hat, ist ihre Elastizität sogar eine weniger bedeutende und vollkommene. Triepel lehnt die Bezeichnung dieser dehnbaren bindegewebigen Fasern als „elastische" auf das energischste ab und schlägt vor, zur alten Benennung derselben „gelbes Bindegewebe" zurückzukehren. Schwerlich wird diese Bezeichnung bei den Histologen Anklang finden, da sich die alte unrichtige Bezeichnung zu sehr eingebürgert hat. Deswegen würde ich vorschlagen, diesen Terminus nur ein wenig zu verändern und die dehnbaren Fasern des gelben Bindegewebes als „Elastinfasern" zu bezeichnen, um damit auf ihren chemischen Bestandteil, das „Elastin" hinzuweisen; dass diese letztere Bezeichnung in der

[1]) Vergl. Auerbach: „Elastizität" in Winkelmann Handbuch der Physik.

[2]) Triepel, Physikalische Anatomie.



früheren falschen Benennung „elastische Fasern“ ihren Ursprung hat, können wir ausser Acht lassen.

Ich gehe näher auf diese Terminologie ein, um einem etwaigen Verdacht, ich könne die formativen Skelettfasern mit Elastinfasern homologisieren, vorzubeugen. Hierzu habe ich nicht die leiseste Berechtigung. Das Charakteristische an den Elastinfasern ist nicht ihre Elastizität, nicht einmal ihre Dehnbarkeit, sondern gerade die chemische Beschaffenheit des Elastins. Von der chemischen Beschaffenheit der formativen Fasern der Dekapodenspermien dagegen kann ich noch keine bestimmteren Angaben machen. In Anbetracht der grossen Schwierigkeiten, die ihre Fixierung bietet, konnte ich die spezielle Elastinfärbungsmethode bei ihnen nicht anwenden.[1])

4. Die Entstehung der Form in der Spermiohistogenese.

Wir kehren von neuem zu der Spermiohistogenese zurück, doch werden wir im gegenwärtigen Paragraphen dieselbe von einem ganz anderen Standpunkte aus betrachten, als wir dieses im vorhergehenden Kapitel getan haben. Wir werden hier unsere Aufmerksamkeit ausschliesslich der Frage von der Entstehung der Form der Spermien und von der Bildung des festen Skelettes zuwenden. Die Hauptuntersuchungsmethode ist das Studium lebender Spermatiden verschiedener Entwicklungsstadien in Seewasser oder Serum. Hierbei ist es gelungen, einige Entwicklungsmomente unmittelbar zu beobachten. Die Hoden lassen sich leicht zerzupfen, wobei eine bedeutende Menge Zellen frei wird.

In frühen Entwicklungsstadien erscheint die Spermatide als kugeliger Tropfen, in deren Innerem ein anderer Tropfen — der Kern — suspendiert ist (vergl. Eupagurus Fig. 1, Taf. XXVII). Nichts weist hier auf die Existenz irgend welcher fester Elemente hin. Sämtliche Gebilde haben das Aussehen kugeliger Tropfen; ausser der Form der ganzen Zelle und des Kerns ziehen die kugeligen Kapselkörner, Mitochondrien und Kernvakuolen, die Aufmerksamkeit auf sich.

Auf Fig. 2, 3 und 4, Taf. XXVII lässt sich schon eine gewisse Veränderung konstatieren. Der Kern verschiebt sich in der Richtung

---

[1]) Im zweiten Teil dieser Studien will ich auch die Frage über den Chemismus der elastischen Skelettfasern an bestimmten Zellen erörtern.



zum einen Pole, da er von den allmählich zusammenfliessenden und einen grossen Tropfen bildenden Kapselkörnern oder eigentlich Vakuolen, bei Seite gedrängt wird. Die Abweichung von der Kugelform, welche wir hier bemerken, zwingt uns noch nicht, hier nach festen Gebilden zu suchen. Die an der Oberfläche befindlichen Kernvakuolen flachen sich ab, wie wir dies auch an einem Öltropfen an der Oberfläche des Wassers beobachten können. Der im grossen Zelltropfen enthaltene Kerntropfen und der Kapseltropfen drücken sich einerseits gegenseitig flach und führen andererseits eine Verlängerung der Achse der anfangs kugeligen Zelle herbei (Fig. 5, Taf. XXVII). Bei Galathea streben in diesem Stadium der Kern- und Kapseltropfen dahin, einander hinauszudrängen (Fig. 1, 2, Taf. XXVIII).

Auf Fig. 6, Taf. XXVII können wir schon das Auftreten fester Gebilde, und zwar der Centralkörper, bemerken. Das vordere Ende des distalen Centralkörpers — der Ring — bildet die Grenze, an welcher die drei Hauptabschnitte des Spermiums — Kopf, Hals und Schwanzblase — zusammenstossen und miteinander verbunden sind. Der hintere Abschnitt des distalen Centralkörpers dehnt sich in einen Zylinder aus. Das am hintersten Ende des Spermiums befindliche Kügelchen, welches die Anlage des inneren Chitinröhrchens darstellt, führt sich ganz wie ein nicht netzbarer und mit dem Kapseltropfen sich nicht vermischender flüssiger Tropfen auf. Sämtliche Teile sind streng symmetrisch zur Achse angeordnet, wie dies ja auch von einem System flüssiger Tropfen zu erwarten steht.

In den folgenden Stadien zieht die Entwicklung des Kopfskeletts die Hauptaufmerksamkeit auf sich. Die Mitochondrien, welche wir auf Fig. 5 und 6, Taf. XXVII bemerken können, stellen zweifellos flüssige Tropfen dar, oder besser, bestehen dieselben aus einem flüssigen Colloid, aus „Sol“, nach der Nomenklatur Grahams. Ich werde mir erlauben, dieselben als Mitosoltropfen zu bezeichnen (als Verkürzung der langen Bezeichnung „Mitochondrosol“). Dass wir es hier wirklich mit Flüssigkeits-, mit Soltropfen zu tun haben, davon überzeugt uns sowohl ihre kugelige Form, als auch der Umstand, dass, wenn dieselben bei genügender Annäherung zusammenfliessen (was bisweilen direkt zu beobachten gelingt), sie nach ihrer Vereinigung ebenso kugelige Tropfen bilden: die grossen Mitochondrien auf Fig. 6, Taf. XXVII

haben sich teils durch Wachsen, teils durch Zusammenfliessen kleiner Mitochondrien der Fig. 5, Taf. XXVII gebildet.

Doch nun beginnt die allmähliche Umwandlung des Mitosol in Mitogel. In welcher Form das Ausfallen der festen Substanz (des Skeletts) vor sich geht, lässt sich auf mikroskopischem Wege nicht nachweisen. Doch erreichen die Mitochondrien einen „Übergangszustand“ zwischen dem flüssigen und festen Aggregatzustande, wobei anfangs die Merkmale des flüssigen, nach und nach aber die des festen Zustandes die vorwiegenden sind. Auf Fig. 7, Taf. XXVII sehen wir, dass die Mitochondrien zu je 2—3 zusammenfliessen; anstatt aber, wie dies vordem der Fall war, durch Zusammenfliessen kugelige Tropfen zu bilden, treten dieselben jetzt zur Bildung kurzer Stäbchen zusammen, aus deren Anschwellungen man auf die Anzahl der Mitochondrien, welchen sie ihre Bildung verdanken, schliessen kann. Die Flüssigkeitseigenschaften der Mitochondrien offenbaren sich hier in ihrer Fähigkeit zusammenzufliessen, die Merkmale des festen Zustandes im Vorhandensein bestimmter, von der kugeligen abweichender Formen. Auf Fig. 8, Taf. XXVII sehen wir ein weiteres Stadium des Zusammenfliessungsprozesses der Mitochondrien, doch sind hier die Merkmale des festen Zustandes, des Mitogels, noch zu schwach ausgeprägt, als dass dieselben einen Einfluss auf die Gestalt des Kopfes, welcher hier noch seine Kugelgestalt beibehält, ausüben könnten. Ein solcher Einfluss lässt sich im folgenden Stadium (Fig. 9, Taf. XXVII) an der Grenze zwischen Kopf und Hals konstatieren: drei Fäden strecken sich nach aussen und ziehen das flüssige Protoplasma des Halses nach sich, was auch eine Veränderung in der Form des Kopfes herbeiführt. Am Kopfe selbst ordnen sich die Fäden in regelmässigen Reihen an: zwischen den Fortsätzen laufen dieselben in horizontaler Richtung, doch biegen sie an den Kopfkanten, die den Fortsätzen entsprechen, nach vorwärts und laufen nun in longitudinaler Richtung fort; zwischen den Fäden kann man ab und zu Brücken bemerken (cf. Fig. 10, Taf. XXVII). Die Merkmale des festen Zustandes treten immer mehr hervor (d. h. es setzt sich immer mehr feste Substanz ab) und nach und nach fängt der Kopf bei weiterer Entwicklung des Skeletts an, hervorzutreten. Doch haben sich auch die Flüssigkeitseigenschaften des Mitogel noch nicht ganz ausgeglichen, was in erster Linie

sowohl schon aus dem Entwicklungsprozess der sich in der Form anpassenden Mitochondrien, als auch daraus hervorgeht, dass dieselben einige Zeit lang noch ihre ausserordentliche Nachgiebigkeit dem Drucke gegenüber beibehalten, d. h. ihre Elastizität noch eine höchst unvollkommene ist. Beim Studium der Spermatiden von Eupagurus in Seewasser oder Serum unter dem Deckglas gelingt es sehr selten, die Zwischenstadien zwischen Fig. 10 und Fig. 13, Taf. XXVII, d. h. diejenigen Stadien zu beobachten, wo Skelettfäden in ihrer Weiterbildung fortfahren, d. h. wo dieselben doch schon den flüssigen Kerninhalt zusammenziehen, trotzdem sie noch die Flüssigkeitseigenschaften des Mitogels beibehalten. Die leiseste Veränderung des inneren Turgors im Zusammenhange mit dem osmotischen Druck oder mit einem künstlichen Druck genügt, um den Kopf kugelige Gestalt annehmen zu lassen, die Mitochondralfäden zu zerreissen und in Tropfen zerfallen zu lassen (Fig. 11 und 12, Taf. XXVII).

In anderen Spermien gewinnen die festen Eigenschaften der Skelettfäden im Mitogel früher die Oberhand und die Zwischenstadien hier zu beobachten, bietet keine solchen Schwierigkeiten; als hierfür besonders günstiges Objekt erweist sich Munida rugosa (Fig. 22 und 23, Taf. XXVIII), vergl. ebenfalls Galathea (Fig. 7, Taf. XXVIII) und Pagurus striatus (Fig. 15 und 16, Taf. XXVII).

Sobald der Wuchs der Skelettfäden beendigt ist, weisen dieselben keinerlei Merkmale des flüssigen Aggregatzustandes auf, weshalb wir sie bis jetzt auch als fest bezeichneten. Doch könnte man voraussetzen, dass auch die vollständig ausgebildeten Skelettfäden reifer Spermien nicht aus fester Substanz, sondern aus Mitogel mit vorwiegend festen Merkmalen bestehen; möglicherweise haben diese Fäden irgend eine, der Beobachtung nicht zugängliche, beispielsweise schaumige Struktur. Die in den schaumigen festen Waben enthaltene Flüssigkeit spielt in diesem Falle die eine oder andere Rolle beim Stoffwechsel, übt aber auf die Form der Skelettfäden weiter keinen merklichen Einfluss aus.

Ebenso interessant ist es, die mit der Entwicklung des distalen Centralkörpers zusammenhängende Bildung des inneren Chitinröhrchens der Schwanzkapsel zu verfolgen. Der das Hinter-

ende dieses Centralkörpers bildende Zylinder dehnt sich allmählich längs der Spermienachse rückwärts, in der Richtung zu dem am Distalende befindlichen Tröpfchen. Dieses letztere bewahrt zweifellos bis zu dem Augenblick, wo der Centralkörper sich ihm unmittelbar nähert, seinen flüssigen Zustand. Es gelang mir, diesen Moment zu beobachten; sobald der Centralkörper das Tröpfchen berührt, zerfliesst letzteres, verteilt sich an seiner Oberfläche und bildet so ein anfangs flüssiges, später aber fest werdendes (Chitin)-röhrchen; vergl. Fig. 9 und 10, Taf. XXVII und Fig. 16, Taf. XXVII.

An gefärbten Präparaten können wir die bei der Bildung der gigantischen Centralkörper bei Pagurus striatus vor sich gehenden Prozesse beobachten. Auf Fig. 5—7, Taf. XXVI können wir das allmähliche Wachstum des distalen Centralkörpers, welcher wie ein Flüssigkeitstropfen anschwillt, sehen. Doch ist es möglich, dass der Centralkörper schon in diesem Stadium nicht aus Centrosol, sondern aus Centrogel besteht. In späteren Stadien lässt sich bis zu einem gewissen Grade die innere Struktur des Centrogel erkennen. Im Gegensatz zu dem, was man gewöhnlich bei der Eisenhämatoxylinfärbung beobachten kann, nimmt hier nicht die Mark-, sondern die Rindensubstanz vorwiegend Farbe an (Fig. 8a, 8b, Taf. XXVI); mir scheint, man kann daraus schliessen, dass bei der Bildung des Centrogel aus dem Centrosol zu allererst ein Festwerden der Hülle konstatiert werden kann, wogegen der Inhalt flüssig bleibt. In der festwerdenden Hülle bilden sich allmählich verschiedene Strukturen von ganz bestimmter Form — Ringe, Spiralen — (Fig. 8c—f, Taf. XXVI); letztere ändern bis zu Beendigung ihrer Entwicklung ihre Form und bestehen augenscheinlich aus Centrogel, dessen feste Bestandteile eine genügend hohe Elastizität aufweisen, um eine bestimmte Form einige Zeit hindurch beizubehalten, doch keine allzu vollkommene, da sie eine gewisse Veränderlichkeit der Form in Abhängigkeit von uns unbekannten Kräften, welche am Entwicklungsprozess teilnehmen, zulässt. Die Lösung der Frage, ob der Spiralfaden des reifen Spermiums (Fig. 9, 10, Taf. XXVI) aus Centrogel, oder aber ausschliesslich aus einer festen Substanz bestehe, übernehme ich ebenso wenig, wie bei den Skelettfäden des Kopfes. Doch bleibt der Inhalt des distalen Centralkörpers in allen Stadien der Fig. 8—10,

Taf. XXVI augenscheinlich als flüssige Substanz, als Centrosol, bestehen.

Wir wollen hier ebenfalls auf zwei oben bereits berührte Entwicklungsarten der Kopffortsätze bei den Spermia cephalacantha etwas näher eingehen. Bei Dromia vulgaris (Fig. 50—57, Taf. XXVIII) bilden sich die Skelettfäden ebenso aus Körpern, wie wir dies bei Eupagurus gesehen haben: die Mitochondrien treten zu je 2—3 zur Bildung von kurzen Fäden zusammen, welche ihrerseits fortfahren zusammenzufliesen. Wie bei Eupagurus treten drei Fortsätze an den Seiten aus dem Kopfe hervor, nur ziehen dieselben hier, ihrer Stellung gemäss, nicht das Protoplasma des Halses, sondern das Nucleoplasma des Kernes nach sich. Der Zusammenwindungsprozess der Skelettfäden der Fortsätze in Spiralen ist aus Fig. 56, Taf. XXVIII deutlich ersichtlich.

Bei Maja verrucosa (Fig. 25—32, Taf. XXVIII) findet kein Zusammenfliessen der Mitochondralkörner in Fäden und Netze statt; dafür ziehen sich die einzelnen Körper zu Fäden aus, welche dann in Form von anfangs kurzen, später aber sich verlängernden Fortsätzen aus der Zelle hervortreten. Einige dieser Fortsätze (3—6) verlängern sich bedeutender als die anderen und um diese gruppieren sich nun die Übrigen. Nach und nach nähern sich die Fäden jeder einzelnen Gruppe einander, wobei ein Zusammenfliessen des sie umgebenden flüssigen Nucleoplasmas stattfindet; so bildet sich eine bestimmte beschränkte Anzahl von Kopffortsätzen, deren Skelett aus zwei oder mehr umeinander gewundenen Fäden besteht.

Es ist möglich, dass auch die Halsfortsätze der S. deracantha sich aus einem ganzen Bündel von Skelettfäden bilden und in diesem Falle liesse sich ihr Zerfallen in Fibrillen bei der Mazeration einfach auf genetischem Wege erklären. Doch ist mir dies an den S. deracantha zu beobachten nicht gelungen und mir scheint, dass ein jeder Fortsatz, wie dies auch aus Fig. 9—10 hervorgeht, hier durch Hervortreten eines Skelettfadens bedingt wird; in diesem Falle sind wir genötigt anzunehmen, dass die Skelettfäden wirklich aus Mitogel bestehen, eine bestimmte innere Struktur aufweisen und aus demselben Grunde in Fibrillen zerfallen, wie der Glimmer in Blättchen.

5. Die Fixierung der Zellform.

Auf Grund der oben beschriebenen Experimente könnte man annehmen, dass die Feststellung einer rationellen Fixierungsmethode der Zellform keine grossen Schwierigkeiten biete. Ich hatte mir die Lösung dieser Aufgabe vorgenommen und stellte hierzu mehrere Experimente an, die jedoch negative Resultate ergaben.

Als die natürlichste Schlussfolgerung aus der Tatsache, dass die Form der Zelle im engsten Zusammenhange mit dem osmotischen Druck im äusseren Medium steht, könnte folgende erscheinen: um die Form der Zelle zu fixieren, muss man sich der Konservierungsflüssigkeiten in Lösungen, welche den physiologischen, d. h. also 0,64 % NaCl für Frösche, 0,9 % NaCl für den Menschen oder für die meisten Meeresbewohner dem Seewasser isotonisch sind, bedienen. Eine solche Schlussfolgerung zieht auch der holländische Forscher Dekhuyzen[1]), indem er von der Bedeutung des osmotischen Druckes im Leben der Zelle ausgeht. Da aus naheliegenden Gründen keine genaueren Daten über den osmotischen Druck der Konservierungsflüssigkeiten existieren, bedient sich Dekhuyzen der Daten über die Depression. Auf Grund derselben berechnet er den nötigen Prozentsatz von Kalibichromat und Osmiumsäure um $\triangle = 2{,}042^0$ (wie im Atlantischen Ozean) zu erhalten; für die Station in Neapel, wo $\triangle$ für das Seewasser ein anderes ist, giebt Dekhuyzen andere Rezepte der Fixierungsflüssigkeiten an und nimmt an, dass er auf diese Weise eine rationelle Zubereitungsmethode der Fixierungsflüssigkeiten giebt.

Unabhängig von Dekhuyzen glaubte ich anfangs ebenfalls, dass der theoretisch berechnete osmotische Druck der Konservierungsflüssigkeit von grosser Bedeutung sei; doch konnte ich mich bald vom Gegenteil überzeugen. Für die meisten Fixierungsflüssigkeiten ist die ausserordentlich kurze Zeit, in der dieselben das semipermeable Protoplasma zu durchdringen imstande sind, charakteristisch und je schneller dieses Durchdringen stattfindet, umso höher sind die fixierenden Eigenschaften der Flüssigkeit. Wenn aber die semipermeable Protoplasmamembran sich als für den gegebenen Stoff permeabel erweist, so ist hiermit, unabhängig

[1]) Comptes rendus, 17 Aôut 1901.

von seiner Konzentration im umgebenden Medium, der äussere osmotische Druck aufgehoben. Dieser Prozess (die Aufhebung des osmotischen Druckes) kann unter Umständen beinahe augenblicklich stattfinden; als ausgezeichnetes Beispiel kann die Wirkung des Äthyl-Alkohols auf die Spermien von Inachus scorpio dienen; derselbe dringt, wie bereits Overton[1]) zeigte, leicht in die Zelle ein. Es genügt an den Rand des Deckglases, unter welchem sich Spermien von Inachus in Seewasser befinden, eine gewisse kleine Menge des Alkohols in beliebiger Konzentration zu bringen, um ein augenblickliches Einziehen der Fortsätze herbeizuführen, welches davon zeugt, dass der Alkohol in die Zelle eingedrungen ist.

Nachdem ich mich davon überzeugt hatte, dass die Konzentration der Fixierungsflüssigkeit im physikalischen Sinne keine grosse Rolle spiele, glaubte ich, dass eine augenblickliche Tötung der semipermeablen Membran sich als gute Fixierungsmethode erweisen könnte: der innere Turgor wird hierbei völlig aufgehoben und wenn das feste Skelett unter natürlichen Umständen sich in einem dem normalen nahestehenden Zustande befindet, so behält die Zelle bei der Fixierung ihre Form bei. Diese Schlüsse sind an und für sich richtig, doch nur in einer beschränkten Zahl von Fällen anwendbar. Zwar heben wir durch Tötung der semipermeablen Membran die Möglichkeit des Aufquellens der Zelle durch osmotischen Druck der in derselben enthaltenen Lösungen auf. Doch kann anderseits das Aufquellen oder im Gegenteil das Zusammendrücken der Zelle auf anderem Wege, durch chemische oder physikalisch-chemische Veränderungen des Protoplasmas bei der Fixierung stattfinden, wobei sich entweder andere chemische Stoffe von anderem Volumen bilden, oder die Sols des Protoplasmas sich in Gel verwandeln, was ebenfalls eine Veränderung des Volumens herbeiführen kann. Eine solche Volumenveränderung findet gewöhnlich in der grössten Mehrzahl der Fälle bei der Fixierung der Zelle statt. Eine solche Wirkung übt zum Beispiel Sublimat aus. In welcher Lösung wir dasselbe auch anwenden, in See- oder Süsswasser, die Wirkung des Sublimats bleibt die nämliche: die Inachus-Spermien quellen an und ziehen ihre Fortsätze dank dem Umstande ein, dass das durch die Wirkung des Sublimats

[1]) Overton, 1895. Vierteljahresschrift der naturf. Gesellsch. in Zürich.

geronnene Protoplasma ein grösseres Volumen erreicht und das feste Skelett ausdehnt. Es muss hinzugefügt werden, dass der Grad, bis zu welchem die Fortsätze eingezogen werden, je nach der Schnelligkeit der Wirkung des Reagens, verschieden ist: bei der Fixierung unter dem Deckglas wirkt das Sublimat weniger energisch und das Skelett wird möglicherweise eher fixiert, als das Protoplasma Zeit hat anzuquellen, wodurch die Form sich der natürlichen nähert.

Die allgemeine Schlussfolgerung, welche ich auf Grund einer langen Reihe von Experimenten mit der Wirkung verschiedener Fixierungsflüssigkeiten an den Spermien von Inachus scorpio ziehen kann, ist folgende: die Fixierung ist ein zu komplizierter Prozess, als dass man die Resultate derselben auf Grund theoretischer Voraussetzungen voraussagen könnte; die Erhaltung der Form steht nicht nur von den Eigenschaften der Fixierungsflüssigkeit, deren Konzentration in Abhängigkeit, sondern sowohl von den Eigenschaften der zu fixierenden Zelle, der Festigkeit ihres Skelettes, des gegenseitigen Verhältnisses ihres Protoplasmas und Wassers usw., als auch von anderweitigen Bedingungen; so z. B. spielt die Schnelligkeit der Durchdringung eine grosse Rolle.[1])

Die Methode, mit welcher ich bei Fixierung der Spermienform die besten Resultate erzielte, war die Wirkung der Osmium-

[1]) Auf Grund meiner Experimente mit der Fixierung von Decapodenspermien kam ich zu dem Schluss, dass die Formveränderung bei der Fixierung nicht vom osmotischen Druck der Fixierungsflüssigkeit bedingt würde. In dem vor kurzem erschienenen 3. Bande seines Werkes „Osmotischer Druck und Jonenlehre“ führt Hamburger eine Reihe von Experimenten über Fixierung des Blutes an, aus welchen deutlich hervorgeht, dass das Volumen der Blutkörperchen sich unter dem Einflusse verschiedener Fixierungsflüssigkeiten in der einen oder anderen Richtung verändert. Das Volumen des normalen roten Blutkörperchens beim Kaninchen ist 48,5, nach Fixierung in 96 %igem Alkohol wächst dasselbe bis aufs doppelte. d. h. bis 99, nach Fixierung in Formalin beinahe bis aufs dreifache, bis 125 an; wenn man das durch Fixierung in Formalin bis auf 125 angewachsene Blutkörperchen mit Alkohol behandelt, so sinkt sein Volumen bis 111 — 113. Man muss bemerken, dass sowohl der Alkohol als auch die betreffende Formalinlösung (Melnikoff-Raswedenkoffsche Flüssigkeit in sehr starken Salzlösungen) im Verhältnis zum Blut stark hypertonisch ist und dass trotzdem eine ausserordentliche Vergrösserung des Volumens erfolgte, statt einer Verminderung, welche bei Vorhandensein irgend eines Einflusses des osmotischen Druckes bei der Fixierung zu erwarten gewesen wäre.



säuredämpfe. Die Osmiumsäuredämpfe töten das Protoplasma augenblicklich ohne ein merkliches Aufquellen derselben zu verursachen: wenn wir in Seewasser konservieren, bleiben die Fortsätze völlig ausgestreckt. Doch ebenso augenblicklich wie das flüssige Protoplasma töten und fixieren die Osmiumsäuredämpfe auch das Skelett, ungeachtet des Zwangszustandes im Augenblick der Fixierung. Nur dank diesen Eigenschaften der Osmiumsäuredämpfe gelang es mir die Formen zu fixieren, welche die Spermien von Inachus scorpio in 5%, 3%, 2% 1,5%, 1,25% und 1% KNO_3-Lösungen annehmen (vergl. Textfig. 11).

Kapitel III.

Physiologisches.

1. Einleitende Bemerkungen.

Im vorhergehenden Kapitel haben wir die Decapodenspermien ausschliesslich vom physikalischen Standpunkte aus betrachtet und den Umstand ganz ausser Acht gelassen, dass wir es hier mit höchst komplizierten Organismen, mit lebenden Zellen zu tun haben; für uns hatten dieselben nur die Bedeutung von Flüssigkeitstropfen, deren Gestalt durch feste, elastische Fäden bestimmt wird. Der Gesichtspunkt, von dem aus wir diese Gebilde im gegenwärtigen Kapitel betrachten wollen, hat eine tiefer gehende Bedeutung; wir wollen versuchen die Lebensprozesse dieser Zellen, oder genauer, einen derselben, ihre Beweglichkeit, welche im Leben des Spermiums überhaupt die hervorragendste Stellung einnimmt, näher zu untersuchen. Doch müssen wir die Bewegungen der Spermien nicht nur als solche studieren, sondern auch die Zweckmässigkeit derselben festzustellen suchen. Die Lebensfunktionen der Spermien beschränken sich im wesentlichen auf das Aufsuchen der Eier und die Vereinigung mit denselben im Befruchtungsprozess. Wenn die Decapodenspermien sich nur im Bau so scharf vom gewöhnlichen Spermientypus (S. flagellifera) unterscheiden, so lässt sich hieraus schon im voraus auf einen ungewöhnlichen Befruchtungsprozess schliessen. Man kann wohl kaum Zweifel hegen, dass sämtliche merkwürdige Eigenheiten der S. vesiculifera in engstem Zusammenhange mit dem eigenartigen Befruchtungsprozess stehen und unsere Aufgabe wäre es nun, die Rolle der Spermienfortsätze und der Kapsel mit dem

höchst komplizierten Centralkörperapparat in diesem Prozess klarzustellen.

Eine je tiefer gehende Bedeutung die physiologische Forschung im Vergleich zu der biophysikalischen hat, um so schwerer ist es, hier völlig befriedigende Untersuchungsmethoden festzustellen, um genaue Resultate zu erzielen. Ein einfaches Studium der Spermien in ihrem natürlichen Medium, also in Seewasser oder dem Blutserum der Tiere, ergibt keinerlei Resultate, da sich unter solchen Umständen eine Beweglichkeit der Spermien nicht konstatieren lässt. Die meisten meiner Vorgänger, welche sich am Studium der Decapodenspermien unter den eben erwähnten „natürlichen“ Bedingungen genügen liessen, kamen zu dem Schluss, dass diese Spermien wirklich völlig oder doch beinahe völlig unbeweglich seien. Es ist nur das Einziehen der Fortsätze und die Formveränderungen des Spermienkopfes beobachtet worden, (S. Hermann, 1890, Labbé, 1903). Doch können wir selbst diesen Beobachtungen häufig nicht unbedingtes Vertrauen schenken, da augenscheinlich in einigen Fällen die Folgen von Schwankungen des osmotischen Druckes als Bewegungen der Spermien aufgefasst wurden.

Doch ist die Beweglichkeit in unserer Vorstellung eine solch unzertrennliche Eigenschaft der Spermien, dass dadurch das Bestreben der meisten Forscher, den Decapodenspermien eine Bewegungsfähigkeit doch zuzuerkennen, leicht gerechtfertigt wird, wenn auch diese Annahme mit den angestellten Beobachtungen in direktem Widerspruch stehen sollte. Dabei wird entweder angenommen, dass die Bewegung der Spermien eine überaus langsame und der Beobachtung daher schwer zugängliche sei; oder aber, dass die Spermien nur unter gewissen, mit dem Befruchtungsprozess in Zusammenhange stehenden Umständen bewegungsfähig würden. Zu Gunsten letzterer Ansicht werden gewöhnlich die ganz einzeln dastehenden Beobachtungen eines italienischen Zoologen, Cano, angeführt (Mitteilungen aus der Zoologischen Station Neapel; 1893), welcher bewegliche Spermien im Receptaculum seminis eines seine Eier ablegenden Dromiaweibchens fand.

Leider ist jedoch die Beschreibung dieses Forschers zu oberflächlich, als dass man sich auf dieselbe absolut verlassen könnte. So äussert er sich in keiner Weise weder über die Art der

von ihm beobachteten Bewegungen noch über die Bedingungen, unter welchen seine Beobachtungen angestellt wurden. Möglicherweise lag die Ursache der Beweglichkeit eben in diesen Bedingungen (z. B. in der Veränderung des osmotischen Druckes), keineswegs aber darin, dass die Spermien dem Receptaculum seminis im Befruchtungsmoment entnommen wurden.

Bei dem systematischen Studium der Beweglichkeit der Decapodenspermien ging ich von der Annahme aus, dass eine jede ihrer Bewegungen eine durch bestimmte Reize herbeigeführten Reaktion vorstelle. Deshalb suchte ich auch diese Bewegungen auf experimentellem Wege hervorzurufen, indem ich die Spermien der Wirkung verschiedener, hauptsächlich mechanischer und chemischer Reize unterzog. Als mechanischen Reiz wandte ich entweder den Druck auf das Deckglas an, unter welchem sich das Spermium befand, oder aber bediente ich mich der Veränderung des osmotischen Druckes, oder endlich der Berührung der Spermien mit Fremdkörpern. Chemischer Reizmittel bediente ich mich meist in mit Seewasser isotonischen Lösungen durch Zusatz einer kleinen Menge des betreffenden Stoffes zum Seewasser; auf diese Weise habe ich Experimente mit einer langen Reihe von Salzen (vergl. die zur Maceration angewandten Stoffe), Seewasser von mehr oder weniger ausgeprägt basischer oder saurer Reaktion, verschiedenen Nerven- und Muskelgiften angestellt: Atropin, Pilocarpin, Chloroform, Chloral - Hydrat, Veratrin, Nicotin etc., ebenso wie Infusionen aus den Ovarien derselben Krebsart oder deren accessorischen Drüsen.

Mit Hilfe all dieser Experimente ist es mir auch in der Tat gelungen, eine höchst charakteristische Explosionsbewegung der Decapodenspermien, welche der Aufmerksamkeit der meisten meiner Vorgänger entgangen war, zu konstatieren. Unter der Einwirkung einiger der oben erwähnten Reize macht das Spermium einen Sprung, indem seine Chitinkapsel explodiert. Durch die Wirkung verschiedener Reize können verschiedenartige Kapselexplosionen herbeigeführt werden, was auch auf den Charakter des Sprunges einen Einfluss hat. Ein jedes Spermium kann nur einmal in seinem Leben diesen Sprung machen und es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, dass derselbe im Augenblick der Befruchtung, wenn das Spermium in das Ei eindringt, stattfindet; die Rolle vom Reizen spielt in diesem Falle teils die Berührung

mit dem Ei, teils die einen oder anderen von dem reifen Ei ausgesonderten chemischen Stoffe.

Man könnte einwenden, die Experimente mit der Wirkung verschiedener künstlicher Reize seien überflüssig und es wäre wohl das Einfachste, den Befruchtungsprozess selbst zu beobachten. Hierdurch würde auch die unter Umständen durchaus nicht leicht zu lösende Frage: welche Art des Sprunges, welche Art der Kapselexplosion als die normale aufzufassen sei, beseitigt — wir werden sehen, dass die Kapsel unter Einwirkung verschiedener Reize auf verschiedene Weise explodiert. Doch ist eine Beobachtung des Befruchtungsprozesses mit grossen Schwierigkeiten verknüpft. Nur in einem Ausnahmefalle kann sich einem die Möglichkeit bieten, den Befruchtungsprozess unter natürlichen Umständen zu beobachten. In meinen Aquarien lebten verschiedene Krebsarten monatelang, öfters hatte ich Gelegenheit, den Begattungsakt zu beobachten, doch ist es mir nicht einmal gelungen, die Tiere im Augenblick der Eierablage und der Befruchtung zu treffen; meistens traf ich bei den Weibchen frisch abgelegte Eier des Morgens an, wobei sich die Eileiter bereits als völlig entleert erwiesen. So sah ich mich denn genötigt, eine künstliche Befruchtung herbeizuführen, indem ich die Spermien in Seewasser mit den dem Ovarium entnommenen Eiern vermengte. Doch hatte ich nicht die Möglichkeit, mich vom Reifegrade der Eier zu vergewissern, ebensowenig wie das Eindringen der Spermien in den völlig undurchsichtigen Dotter zu beobachten. Auch war ich nicht imstande, beim Befruchtungsprozess, ebensowenig wie während der ersten Entwicklungsstadien, natürliche Bedingungen zu schaffen, da hier augenscheinlich das Sekret der accessorischen Drüsen eine nicht unwesentliche Bedeutung hat. Und wenngleich diese Versuche mit der künstlichen Befruchtung auch höchst interessante Resultate ergaben, wenn es mir auch geglückt ist, das Eindringen der Spermien ins Ei zu beobachten, so bin ich dessen doch nicht ganz sicher, dass ich es mit einem wirklich normalen Verlauf des Befruchtungsprozesses zu tun hatte, und ist es mir nicht einmal gelungen, Teilung der künstlich befruchteten Eier zu erzielen.

Ich hielt es für richtig, gleich am Anfang des gegenwärtigen Kapitels auf die Unvollkommenheit der Methodik hinzuweisen, damit der Leser nicht erwarte, hier eine einfach sachliche Schilderung

der Bewegungen der Decapodenspermien und des Befruchtungsprozesses bei diesen Tieren zu finden. Meine Beobachtungen und Experimente konnten natürlich nur einzelne Phasen dieser Prozesse klarlegen, und es benötigte einer ganzen Reihe hypothetischer Schlussfolgerungen, um dieselben zu einem harmonischen Ganzen zu vereinigen.

Ich will mit der Beschreibung meiner Beobachtungen über die Beweglichkeit der Spermienfortsätze beginnen, um dann zu der Schilderung der Kapselexplosion, welche den Sprung des Spermiums zur Folge hat, überzugehen. Hierauf will ich auf das Verhalten der Spermien in Gegenwart von Eiern hinweisen und versuchen, ein Bild des Befruchtungsprozesses zu entwerfen, und endlich die Struktur der Spermien vom Standpunkte der Zweckmäßigkeit zu erklären suchen.

2. Die Bewegungen der Spermienfortsätze.

Wenn man die Halsfortsätze von Galathea, Munida oder Homarus im Laufe mehrerer Minuten beobachtet, gelingt es bisweilen, eine Verkürzung oder Verlängerung derselben zu konstatieren. Da die Länge der Fortsätze sich hierbei aber nur in ganz minimalen Grenzen — selten mehr als um ein Zehntel der Länge — verändert, und da diese Bewegungen überhaupt nur mit grösster Langsamkeit vor sich gehen, so bedarf es grosser Aufmerksamkeit und Ausdauer, um dieselben in der Tat feststellen zu können. Die Fortsätze sind unter natürlichen Umständen meistens leicht zu einer Spirale mit einigen wenigen Umgängen gewunden; bei einer Verkürzung findet eine Vergrösserung der Zahl der Umgänge statt, bei Verlängerung wird die Spirale ausgezogen, was als bestes Kennzeichen der Bewegung gelten kann.

Die Verkürzung oder Verlängerung der Halsfortsätze ist natürlich als ebensolcher Reizungsakt zu betrachten, wie das Ausfliessen oder Einziehen der Pseudopodien einer Amoebe. Chemische Reize, welche diesen Prozess hervorgerufen hätten, festzustellen, ist mir bei meinen Experimenten nicht gelungen. Möglicherweise trägt hier die für diesen Prozess an und für sich nicht genügend feine Experimentierungsart die grösste Schuld. Meistens brachte ich einen Tropfen derjenigen Lösung, deren Reizwirkung ich untersuchen wollte, an einen Rand des Deck-

glases. Wenn das Reizmittel hier auch nur eine einseitige Wirkung ausüben konnte, so war das seinem Einflusse ausgesetzte Gebiet doch ein zu wenig begrenztes. Dabei ist es möglich, dass ein chemischer Reiz ausschliesslich auf die Spitze des Fortsatzes einwirken muss, und zwar schliesse ich dieses daraus, dass als wirksamster Reiz die Berührung der Fortsatzenden mit einem Fremdkörper erscheint (Thigmotaxis). Wenn wir unter dem Deckglase eine Anzahl Spermien mit Eiern derselben (oder einer anderen) Art vermengen, so kleben bald viele Spermien an der Eioberfläche fest, wobei die, meist in der Dreizahl vorhandenen, Halsfortsätze gleichsam die Rolle eines Dreifusses übernehmen. Man kann häufig beobachten, dass der Dreifuss eine zu hohe Stellung einnimmt, wodurch sich das distale Ende des Kopfes in einem gewissen Abstande von der Eioberfläche befindet, in diesem Falle beginnen die Fortsätze sich langsam zu verkürzen, wodurch das Kopfende an die Eioberfläche herangezogen wird. In beschriebenem Falle lässt sich die Bewegung der Fortsätze am deutlichsten feststellen (Textfig. 25).

Doch nicht bei allen Arten ist es mir gelungen, eine Beweglichkeit der Fortsätze zu konstatieren. Besonders schwer lässt sich eine solche an den Kopffortsätzen der S. cephalacantha bemerken. Bei Inachus scorpio weist gewöhnlich ein jeder Fortsatz seine ganz individuelle Gestalt mit mehr oder weniger ins Auge fallenden Krümmungen auf. Ich skizzierte solche Spermien und verlor sie im Laufe einer halben Stunde nicht aus dem Auge; wenn aber der osmotische Druck im äusseren Medium derselbe blieb, so veränderte sich auch die Gestalt der Fortsätze in keiner Weise. An der Eioberfläche lässt sich ebenfalls nicht mit der nötigen Sicherheit ein aktives Verkürzen der Fortsätze beobachten.

Eine höchst eigenartige Bewegungsweise gelang es mir an den Halsfortsätzen von Gebia litoralis zu beobachten. Die Spermien dieses Krebses gehören zu den .S contracta und sind meistens mit vier bis acht unter gewöhnlichen Umständen nicht biegsamen, spitzen Fortsätzen versehen (Fig. 40, Taf. XXVII). Das Skelett eines jeden Fortsatzes ist, wie dies die Maceration zeigt, hier durch einen Spiralfaden repräsentiert (Fig. 42 und 43, Taf. XXVII). An den in Seewasser befindlichen Spermien gelingt es bisweilen eine höchst charakteristische Veränderung zu beobachten:

der eine Fortsatz nimmt bedeutend an Länge zu, verdickt sich und wird biegsam; sein freies Ende stumpft sich ab, wobei das Vorhandensein einer elastischen Spirale durch eine Querstreifung gekennzeichnet wird. Einen solchen Fortsatz finden wir an dem auf Fig. 41, Taf. XXVII abgebildeten Spermium, an welchem wir uns davon überzeugen könnten, dass es sich in stetigen wellenförmigen Schwingungen bewegt, wobei das freie Ende desselben höchst charakteristische Bewegungen, welche man als „suchende“ bezeichnen könnte, ausführt: sich nach rechts und links wendend beschreibt dasselbe einen kleinen Kreis, während es zusammen mit dem ganzen Fortsatz eine grössere kreisförmige Bahn durchläuft. Man gewinnt den Eindruck, als wenn dieses Ende den im grösseren Kreise eingeschlossenen Raum tastend absucht. Leider ist es mir nicht geglückt, eine solche „suchende“ Bewegung der Spermienfortsätze an der Eioberfläche zu beobachten, und ich bin daher auch nicht imstande, die Zweckmässigkeit dieser Bewegung festzustellen.

Vom biophysikalischen Standpunkte aus ist es keineswegs schwer, eine Erklärung der Bewegung der Spermienfortsätze zu geben und dieselbe als amoeboid aufzufassen. Jeden Halsfortsatz können wir mit dem Pseudopodium einer Amoebe vergleichen, welche, dank dem Skelettfaden, eine bestimmte Form angenommen hat. Doch kann letzterer, wie jeder feste elastische Körper, seine Form unter dem Einflusse einer äusseren Kraft in bestimmter Weise verändern, um nach beseitigter Wirkung dieser Kraft wieder zu seinem früheren Zustande zurückzukehren. Eine Spirale wird sich unter diesen Umständen am natürlichsten zusammenlegen oder ausdehnen. Wenn wir nun ein von einer solchen Spirale zusammengehaltenes Pseudopodium vor uns haben, so kann die Bewegung derselben natürlich keine „ungeordnete“ sein, sondern wird sich meistens in einer der zwei Richtungen vollziehen, entweder (bei Vergrösserung der Oberflächenspannung) wird der ganze Fortsatz verkürzt, wobei er gerade bleibt, oder aber (bei Verminderung der Oberflächenspannung) verlängert. So haben wir denn in diesem Falle in dem elastischen Faden der Spermienfortsätze einen Mechanismus vor uns, durch welchen eine „ungeordnete“, einer beständigen Form entbehrende

Bewegung der Pseudopodien in eine andere „geordnete" und bestimmte Bewegung, eine Verlängerung oder Verkürzung nach zwei entgegengesetzten Richtungen, verwandelt wird.

Die oben für Gebia litoralis beschriebene „suchende" Bewegung ist eine nur wenig kompliziertere. Die Skelettspirale kann sich hier nicht nur verkürzern oder verlängern (voraussichtlich ist hier ein solcher primitiverer Bewegungsmodus ebenfalls vorhanden), sondern ist hier ausserdem noch imstande, wie jeder Faden, wellenförmige Bewegungen auszuführen, oder, wenn ein Ende desselben befestigt, das andere aber frei ist, eine kegelförmige Figur zu beschreiben. Bei der Gleichzeitigkeit dieser beiden Bewegungsarten erhalten wir auch den von uns bei Gebia beobachteten komplizierten „suchenden" Bewegungsmodus. Wenn wir ein Ende einer steifen elastischen Spirale befestigen und ihr einen seitlichen Stoss versetzen, so beginnt dieselbe in ihren Schwankungen eine kegelförmige Fläche zu beschreiben; wenn nun der Spirale durch den Stoss gleichzeitig eine wellenförmige Bewegung zuerteilt würde, so würde ihr freies Ende in seiner kreisförmigen Bewegung gleichzeitig kleine Kreise beschreiben, kurz, wir würden dieselben Erscheinungen, wie bei der „suchenden" Bewegung bei Gebia beobachten können. Doch kann der Stoss auch durch innere Ursachen herbeigeführt werden: so, wenn die Adhäsion zwischen dem Protoplasma des Fortsatzes und der elastischen Spirale auf einer gewissen Strecke sich verändert. Bei Beobachtung der „suchenden" Bewegung bei Gebia war ich auch nicht imstande, die Frage zu lösen, ob dieselbe durch innere oder äussere Ursache herbeigeführt werde; nur im ersteren Falle haben wir es natürlich mit einer Lebenserscheinung zu tun.

3. Die Kapselexplosion und der Sprung des Spermiums.

Jedes Spermium kann, wie wir gesehen haben, einmal in seinem Leben einen kräftigen Sprung machen, indem die Kapsel explodiert und rückwärts schiesst, wodurch der Kopf, dank dem Gegenstoss, nach vorwärts geschnellt wird. Ich will zuerst diesen Vorgang bei Eupagurus Prideauxii beschreiben; ganz ähnlich geht dieser Prozess bei sämtlichen übrigen Paguridae und bei Homarus vor sich. Bei Galathea und Munida hat die Kapselexplosion einen ganz anderen Charakter, während

wir bei den S. cephalacantha einen dritten Typus dieses Prozesses beobachten können, welcher jedoch in seinen Grundzügen sich dem ersten wesentlich nähert.

Nach Kochen der Einsiedlerkrebsspermien in Kalilauge behalten wir die Chitinkapseln übrig, deren Form durch diese wie man sieht, sehr wenig feine Behandlung zuweilen wohl bedeutend gelitten hat. Häufig nimmt die Kapsel die Form eines doppelwandigen Tönnchens mit breitem, zylindrischen Mittelkanal an, wobei der Zwischenraum zwischen der äusseren und inneren Chitinwandung bis zu einem feinen Spalt reduziert ist. Doch meistens hat die Form der Kapsel weniger stark gelitten und ihre langgestreckte Gestalt beibehalten, wobei das innere Röhrchen mehr oder weniger vollständig den komplizierten Bau, den dasselbe im lebenden Spermium aufweist, bewahrt (vergl. Fig. 22, Taf. XXVII) und Fig. 17, 20 und 21, Taf. XXVII). Der Kanal des inneren Röhrchens ist in der Mitte durch eine Scheidewand in zwei Abschnitte geteilt: der vordere Teil des inneren axialen Ganges wird von dem distalen Centralkörper eingenommen, für dessen vorderen Hauptring (cf. Fig. 9, Taf. XXVI) eine besondere Erweiterung vorhanden ist; der hintere Teil des Ganges dagegen ist leer und seine hintere Öffnung wird durch eine besondere Chitinkappe oder Chitinpfropfen geschlossen.

Das Studium lebender oder konservierter Spermien offenbart einen noch komplizierteren Bau der Schwanzkapsel, besonders ihres inneren Röhrchens. Auf Fig. 11a und b, Taf. XXIX für Eupagurus und noch deutlicher auf Fig. 25 für Clibanarius sehen wir die Einteilung des inneren Ganges in eine Reihe abwechselnder Anschwellungen und Einschnürungen. Auf Grund der Färbung (Fig. 11, Taf. XXIX ist nach einem Goldpräparat entworfen) kann man annehmen, dass die Einschnürungen des inneren Röhrchens nicht aus Chitin bestehen, sondern von einem besonderen Stoff gebildet werden. Von aussen ist die Kapsel von einer dünnen Protoplasmaschicht eingehüllt, deren Vorhandensein beim Aufquellen des Spermiums durch die Wirkung der diese semipermeable Membran durchdringenden Lösungen, klar zutage tritt (Fig. 20 und 21, Taf. XXVII). In der Protoplasmamembran lässt sich in einigen Fällen unmittelbar an der äusseren Wandung der Chitinkapsel das Vorhandensein elastischer, formbestimmender

Fasern feststellen. So haben wir bei Galathea drei Meridionalreifen bemerken können (Fig. 15, Taf. XXVIII); Transversalringe kann man häufig bei Homarus (Fig. 33 und 34, Taf. XXVII) konstatieren. Bei Eupagurus und anderen Einsiedlerkrebsen habe ich letztere nicht beobachten können.

Der Zwischenraum zwischen der inneren und äusseren Wandung der Chitinkapsel wird durch einen besonderen Stoff ausgefüllt, welcher im Gegensatz zum Chitin durch Gold tingiert wird und die Fähigkeit besitzt, bedeutend anzuquellen, indem er augenscheinlich mit dem Wasser in Verbindung tritt und stark an Umfang zunimmt. Ich werde diese Substanz als „Explosionsstoff" bezeichnen. Ein Quellen desselben findet unter den verschiedenartigsten Bedingungen statt und wird durch verschiedene chemische und mechanische Reize hervorgerufen. Bei Anfertigung fast eines jeden Präparates, selbst in Seewasser oder Blutserum, erweist sich der Explosionsstoff als angequollen. Häufig bleibt die Gestalt der Kapsel hierbei beinahe unverändert und dieselbe nimmt nur an Umfang zu. Dieses lässt sich auch deutlich aus dem Vergleich der Fig. 11a und 11b, Taf. XXIX (Eupagurus prid.) und Fig. 12a und 12b, Taf. XXIX (Galathea squam.) erkennen; in beiden Fällen entspricht a = der unveränderten, b = der aufgequollenen Kapselform. Eine solche primitivste Art des Aufquellens des Explosionsstoffes habe ich bisweilen bei den meisten von mir untersuchten Arten beobachten können. Ein äusserer dynamischer Effekt eines solchen Aufquellens findet nicht statt: das Spermium bleibt unbeweglich.

Bedeutend häufiger findet beim Aufquellen des Explosionsstoffes ein Ausstülpen der Kapsel statt, wobei das innere Röhrchen sehr stark in die Länge ausgedehnt und nach aussen gestülpt wird, worauf es sich, der äusseren Kapselwandung nach, rückwärts wendet. Dieser Prozess wird gewöhnlich von einer Ausstossung des Centralkörpers begleitet. Der Ausstülpungsmodus der Kapsel variiert in Abhängigkeit von den äusseren Bedingungen, vom Charakter des chemischen Reizes sehr stark.

Der Ausstülpung der Kapsel geht augenscheinlich gewöhnlich das Eindringen des Wassers in das innere Röhrchen voraus. Ich sage „augenscheinlich", da dieser Prozess meistens so schnell von statten geht, dass es nicht gelingt denselben genau zu verfolgen. Doch unter gewissen, anormalen Bedingungen, z. B. in

4,2 % $CaCl_2$ (mit Seewasser isotonisch) wird derselbe aufgehalten, sodass man den ganzen Vorgang Stadium auf Stadium verfolgen kann.

Auf Fig. 19a sehen wir ein Eupagurus-Spermium mit unveränderter Kapsel abgebildet. In letzterer ist der den Centralkörper enthaltende Teil des inneren Röhrchens ziemlich deutlich

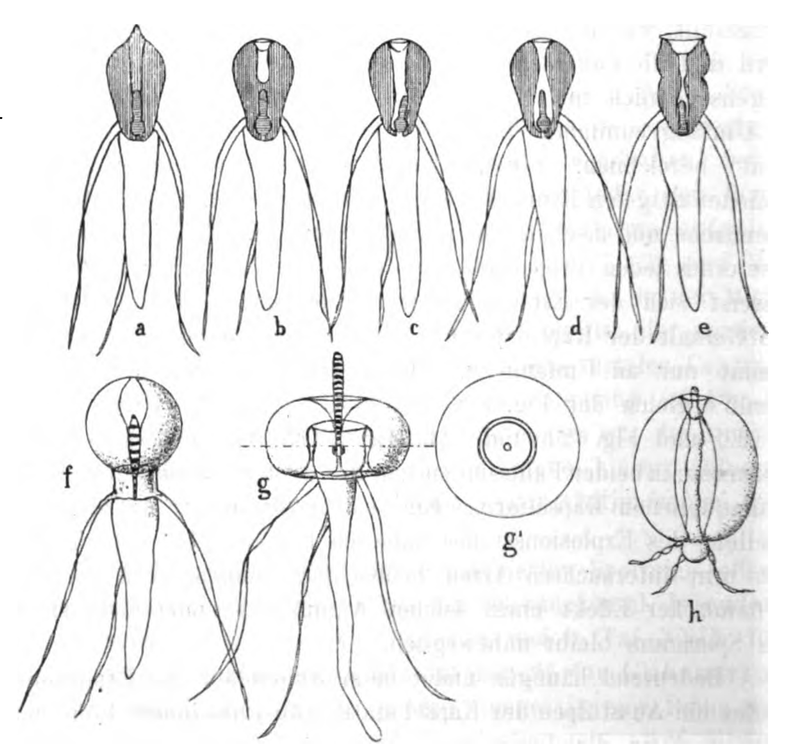


Fig. 19. Kapselausstülpung bei Eupagurus. a = vor dem Beginn des Prozesses; b—e = Anfangsstadien (in isotonischer $CaCl_2$-Lösung); g = „normal" ausgestülpte Kapsel; g' = deren Transversaler Schnitt auf der Ebene der Punktierlinie; h = „übernormal" ausgestülpte Kapsel.

sichtbar, wogegen der hintere durch den Pfropfen geschlossene Teil desselben kaum durchschimmert. Auf Fig. 19b ist der Pfropfen bereits ausgefallen, in Zusammenhang womit das hintere Ende des inneren Röhrchens nun deutlich hervortritt, was den Eindruck erweckt, als wenn dasselbe sich mit Wasser gefüllt hätte. Nach und nach dringt das „Wasser" auch in den vordern Teil des

Röhrchens ein, anfangs häufig nur von einer Seite des Centralkörpers (Fig. 1Pc), später aber von allen (Fig. 19d). Diese Stadien lassen sich an ein und demselben Spermium verfolgen; nach dem in Fig. 19d wiedergegebenen Stadium findet gewöhnlich die Ausstülpung der Kapsel statt.

Dieser Prozess geht meistens ebenfalls ausserordentlich schnell vor sich, sodass es nicht gelingt denselben in allen seinen Einzelheiten zu verfolgen. Doch bisweilen — augenscheinlich unter anormalen Umständen — bleibt er auf halbem Wege stehen. Bei Durchsicht eines Präparats, auf dem die meisten Kapseln bereits ausgestülpt sind, kann man häufig mehrere Kapseln bemerken, bei denen dieser Prozess noch nicht völlig zum Abschluss gelangt ist. Auf diese Weise lässt sich eine ganze Serie Kapseln zusammenstellen, welche den allmählichen Verlauf des Prozesses veranschaulicht. Auf Fig. 19e — h im Text sind die aufeinanderfolgenden Stadien schematisch wiedergegeben. Ganz zu Anfang quillt die Vorderhälfte der Kapsel zu einer Blase an (Fig. 19 e, f). Hierauf wird die äussere Wandung der gefüllten Blase bis zur Berührung mit der vorderen Wand des unaufgeblasenen Teiles nach vorne ausgestülpt; gleichzeitig wird die Wandung des inneren Röhrchens ausserordentlich ausgezogen und ebenfalls ausgestülpt und nimmt nun die Stelle einer äusseren Hülle der ausgestülpten Kapsel ein (Fig. 19g, h).

Die Einzelheiten dieses Prozesses sind deutlich auf Fig. 11a—e, Taf. XXIX, welche nach Goldpräparaten entworfen sind, sichtbar. Ich muss darauf hinweisen, dass bei dieser Bearbeitungsmethode (Osmiumsäuredämpfe, Gold-Ameisensäure), die Form stets ein wenig verändert wird. Auf Fig. 11a, Taf. XXIX sehen wir das normale Spermium; auf Fig. 11b, Taf. XXIX ist der Propfen bereits abgefallen, der Explosionsstoff aufgequollen, die Kapsel ist jedoch unausgestülpt geblieben. Fig. 11c, Taf. XXIX gibt den Anfang des Ausstülpungsprozesses wieder: die hintere Hälfte der Kapsel ist zu einer Blase angequollen und an der äusseren Kapselwand hat sich eine ringförmige Falte gebildet, längs welcher die hintere Hälfte dieser Wand über die vordere gestülpt wird; gleichzeitig stülpt sich die innere Wand am Rande der anfangs durch den Tropfen geschlossenen Öffnung allmählich aus, indem sie unmittelbar in die äussere übergeht. Auf Fig. 11d, Taf. XXIX ist das Stadium abgebildet, in welchem der Ausstülpungsprozess

in den meisten Fällen stehen bleibt und sozusagen seinen natürlichen Abschluss findet: das innere Röhrchen ist bis unmittelbar an die hintere Grenze der durch Gold sich stark tingierenden Reifen ausgestülpt; die Falte der äusseren Wandung aber hat eine Verschiebung nach vorwärts bis zum Vorderende der Kapsel erfahren. Wenn wir in diesem Stadium der punktierten Linie nach einen Schnitt durchführen (Textfig. 19g[1]), so erhalten wir vier konzentrische Kreise: 1. einen äusseren, der ausserordentlich ausgezogenen Chitinmembran, welche früher die Wandung des hinteren Abschnittes des inneren Röhrchens bildete, entsprechenden; 2. und 3. zwei eng aneinandergeschmiegte mittlere, welche der Falte der anfangs äusseren Wandung der Kapsel entsprechen und 4. der Durchschnitt des Vorderabschnittes des inneren, den Centralkörper umgebenden Röhrchens.

Häufig bleibt, wie ich bereits oben bemerkte, die Kapselexplosion in diesem Stadium, welches ich als normale Kapselausstülpung bezeichnen will, stehen; woher ich gerade diese „normal" nenne, wird weiter unten näher erklärt werden. Doch nicht immer finde der Prozess in diesem Stadium seinen Abschluss; bisweilen stülpt sich die Kapsel auch weiter, „anormal", aus, wie dies auf Fig. 11e, Taf. XXIX und Textfig. 19h im Text der Fall ist: das innere Röhrchen wird in diesem Falle gänzlich bis zu ihrer Basis ausgeder vordere Rand der Ausstülpung schiebt sich weit nachstülptund vorne am Kopf hinauf. Die Kapsel ist hier sozusagen völlig umgekehrt: ihre frühere äussere Wand ist nun nach innen gekehrt, die innere, stark ausgedehnte, dagegen nach aussen. Aus der vorderen Öffnung der ausgestülpten Kapsel ragt der mehr oder weniger verunstaltete Kopf und die Enden der Halsfortsätze hervor.

An Goldpräparaten, nach welchen auch die Fig. 11a—e, Taf. XXIX entworfen sind, verändert sich die Form der sich ausstülpenden Kapsel während der Bearbeitung ein wenig im Vergleich zu dem, was wir an lebenden Spermien, wie sie auf Textfig. 19 schematisch und auf verschiedenen Figuren der Taf. XXVII genau wiedergegeben sind, sehen. Auf Fig. 18, Taf. XXVIIist ein „normal", auf Fig. 19e in „anormal" ausgestülptes Spermium von Pagurus striatus, auf Fig. 27 und 28, Taf. XXVII ein „anormal" ausgestülptes Spermium von Clibanarius misanthropus abgebildet. Die ausgestülpten Kapseln erweisen sich als im Vergleich zu der Abbildung Fig. 11, Taf. XXIX bedeutend stärker angequollen:

ihre äussere Hülle (ursprünglich die Wand des inneren Röhrchens) dehnt sich sehr bedeutend aus, in manchen Fällen bedeutend

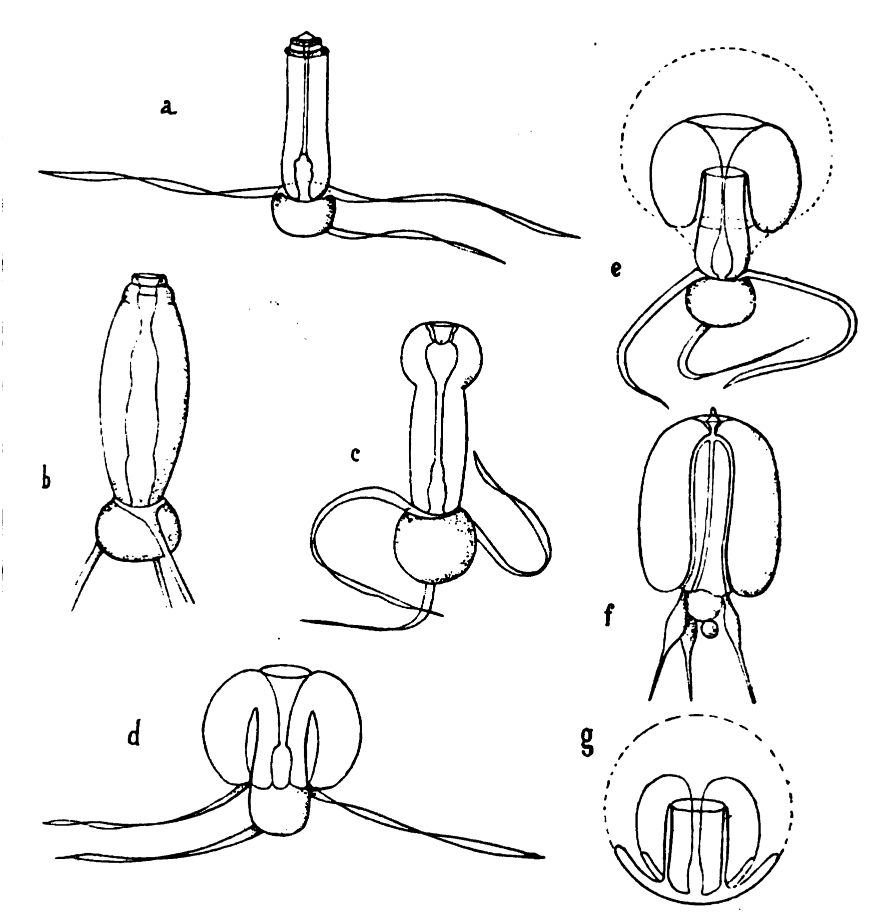


Fig. 20. Kapselausstülpung bei Homarus vulgaris. a = vor dem Beginn des Prozesses; b = nach dem 24 stündigen Aufenthalt in 6,9% oxalsäurem Kali: Explosionsstoff ist aufgequollen, ohne Kapselausstülpung zu verursachen; c = nach dem 24 stündigen Aufenthalt in 18,5% $MgSO_4$-Lösung — Beginn des Ausstülpungsprozetses; e = nach dem 25 stünpigen Aufenthalt in 6,9% oxalsäurem Kali — die Kapsel ist „normal“ ausgestülpt; mit Punktierlinie ist die ausgequollene Protoplasmahülle gezeichnnt; d = „normal“ ausgestülpte Kapsel (Seewasser); f = „übernormal“ ausgestülpte Kapsel (Seewasser); die Fortsätze sind deformiert, der Kopf stark zusammengepresst, ein Tropfen lösst sich von ihm ab; g = nach dem 24 stündigen Aufenthalt in oxalsaurem Kali, vergl. e.

stärker, als auf den Abbildungen der Taf. XXVII wiedergegeben, zerreisst bisweilen und verschwindet; in diesem letzteren Falle gelangt der „Explosionsstoff" in unmittelbare Berührung mit dem Wasser und gerinnt zu flockigen oder faserigen Massen, wie wir dies am Blut bei der Defibrinierung beobachten können. Überhaupt sind die Wände der ausgestülpten Kapsel ausserordentlich zart; fixieren lassen sich dieselben nur mit Osmiumsäuredämpfen, durch jede andere Fixierungsmethode dagegen werden sie zerstört: auf Fig. 10a, Taf. XXVI, welche ein „normal" ausgestülptes Spermium von Pagurus striatus darstellt, lässt sich an dem in Sublimat fixierten Schnitt von der Kapselwand nichts erkennen und nur Spuren derselben sind in Form der gelblichen Reste des Explosionsstoffes um den ausgestossenen Centralkörper herum bemerkbar.

Auf Textfig. 20a—g, bringe ich verschiedene Ausstülpungsstadien der Kapsel von Homarus vulgaris nach 24stündiger Behandlung mit einer mit Seewasser isotonischen Lösung von oxalsaurem Kali und $MgSO_4$ zur Darstellung. In diesen Lösungen bleiben bei einem Teil der Spermien die Kapseln völlig unverändert (a), oder quellen nur unbedeutend an (b), bei anderen wird der Ausstülpungsprozess ganz im Anfang aufgehalten (c), bei anderen endlich vollzieht er sich „normal" (d, e und f) oder „anormal" (g); bisweilen durchdringt das in der Lösung enthaltene Salz die Protoplasmamembran und ruft ein Aufquellen derselben hervor. Zum Vergleich können wir Fig. 33—35, Taf. XXVII, auf welchen unausgestülpte, „normal" und „anormal" ausgestülpte Spermien des Hummers im Blutserum desselben Tieres abgebildet sind, gegenüberstellen, ebenso wie Fig. 36, Taf. XXVII, welche die Wirkung des Glyzerins bei dessen Eindringen in das Spermium und Aufhebung des äussseren osmotischen Druckes, veranschaulicht.

Bei Vergleichung mit Fig. 20a bietet Fig. 20b ein bedeutendes Interesse, da diese Abbildung zeigt, wie stark der Explosionsstoff anquellen kann, ohne dass eine Ausstülpung der Kapsel stattfindet. Aus Textfig. 20g geht mit noch grösserer Deutlichkeit, als aus Fig. 35, Taf. XXVII, hervor, dass die „anormale" Kapselausstülpung eine Beschädigung sowohl des Kopfes, von welchem sich beim Zusammenpressen ein sich zu einer Kugel zusammenballendes Stückchen loslöst, als auch der Halsfortsätze nach sich zieht. Ein besonders grosses Interesse bieten jedoch die Abbildungen der Textfig. 22c, d, e. Auf Fig. 22c ist der Ausstülpungsprozess der Kapsel, deren hinteres

Drittel zu einer Blase aufgequollen ist, bei seinem Beginn wiedergegeben. Labbé, welcher den Ausstülpungsprozess der Kapsel als letztes Entwicklungsstadium des Spermiums beschreibt (Labbé 1904), fasst diese Blase als angequollene Protoplasmamembran auf; doch ist dies keineswegs richtig, was auch aus meiner Abbildung hervorgeht. Die Blase wird von der äusseren Chitinhülle, welcher sich die Protoplasmamembran eng anschmiegt, gebildet. Noch überzeugender beweisen dies die Fig. 22e und 22f, welche Spermien, durch deren Protoplasmamembran oxalsaures Kali eingedrungen ist, darstellen; dank diesem Umstande ist die Protoplasmamembran zu einer Blase angequollen, wie wir dies auch bei der Einwirkung von Glyzerin beobachtet haben (Fig. 36, Taf. XXVII). Da das oxalsaure Kali die Chitinhülle aber augenscheinlich nicht zu durchdringen vermag, so geht die Kapselausstülpung auf genau dieselbe Weise vor sich, wie wir es in dem Falle, wenn die Protoplasmamembran der Chitinhülle eng anliegt, beobachtet haben (Fig. 22d). Hieraus folgt, dass im Ausstülpungsprozess der Kapsel die Protoplasmamembran keine wesentliche Rolle spielt.

Bis jetzt haben wir noch nichts von dem Anteil gesagt, welchen der Centralkörper im Ausstülpungsprozess der Kapsel nimmt. Diese Anteilnahme ist keine beständige, doch eine ziemlich häufige Erscheinung und lässt sich eine Ausstossung des Centralkörpers besonders bei der „normalen“ Kapselausstülpung beobachten. Worin diese Ausstossung des Centralkörpers besteht, haben wir bereits im 1. Kapitel gesehen. Der Ausstossungsprozess des distalen Centralkörpers ist auf Fig. 10a — d, Taf. XXVI (Pagurus striatus) und auf Fig. 17a — e, Taf. XXVI (Homarus vulgaris), nach konservierten Präparaten, auf Fig. 18, Taf. XXVII (Pagurus striatus) nach einer lebenden Zelle wiedergegeben. Da die äusseren Bedingungen (oder Reize), unter deren Einfluss der Centralkörper ausgestossen wird, in meinen Experimenten sehr verschiedenartig sind, so ist es nicht zu verwundern, dass auch der Ausstossungsmodus ein höchst verschiedener ist: in der Zone zwischen dem proximalen Centralkörper und dem vorderen verdickten Ende des distalen ist die Spirale sehr fein (Fig. 10d, Taf. XXVI); die eben erwähnte Verdickung wird von einem oder zwei besonders festen

und breiten Reifen zusammengehalten (Fig. 8f, Taf. XXVII); weiter zum hinteren freien Ende hin werden die Umgänge der Spirale allmählich ein wenig enger. Bei der Ausstossung zieht sich bald der eine, bald der andere Teil der Spirale besonders stark aus, bisweilen zerfällt dieselbe auch in eine Reihe von Ringen (Fig. 10b, Taf. XXVI), bisweilen quillt sie dabei auf (Fig. 10c, Taf. XXVI). Ich kann in meinen Abbildungen natürlich nur wenige der möglichen Variationen wiedergeben. Nicht weniger mannigfaltig sind letztere auch bei dem Hummer, doch ist mir der Bau des Centralkörpers in diesem Falle nicht ganz klar, was augenscheinlich, wie ich oben bereits bemerkte, mit der ungenügenden Konservierung in Zusammenhang steht

---

Bei der Ausstülpung der Kapsel kann man eine um so energischere Bewegung des Spermiums beobachten, je schneller der Prozess verläuft: wenn die Ausstülpung sehr langsam vor sich geht, so bleibt das Spermium nahezu unbeweglich. Im Zusammenhang mit der Art der Ausstülpung, steht auch der Bewegungsmodus. Wenn die Kapselausstülpung „normal" und momentan verläuft, so macht das Spermium mit dem Kopfe voraus einen energischen Spruug. Bei der „anormalen" Kapselausstülpung ist der Sprung ein doppelter: erst vorwärts, dann rückwärts. Bei verschiedenen unnormalen Übergangsarten kann der Sprung variieren. Wenn die Kapsel nur aufquillt und nicht ausgestülpt wird, so findet ein Sprung nicht statt.

Wir wollen versuchen, diese Prozesse vom biophysikalischen Standpunkte aus zu erklären. Die Frage von der zum Sprunge nötigen Energie lässt sich leicht lösen. Hauptsächlich hat sie ihren Ursprung augenscheinlich im Quellen des Explosionsstoffes. Letzterer besitzt, wie wir gesehen haben, die Fähigkeit, wenn er mit Seewasser in Berührung kommt, auszufallen, zu gerinnen, was darauf schliessen lässt, dass wir es hier mit einem Eiweissstoff zu tun haben, deren viele bekanntlich die Fähigkeit besitzen, bei einer Verbindung mit Wasser aufzuquellen. Die Prozesse, welche man bei Beginn der Kapselexplosion bei Eupagurus (Fig. 19 a, b, c) beobachten kann, weisen darauf hin, dass das Wasser augenscheinlich in der Tat erst durch das innere Röhrchen nach Abfallen des Chitinpfropfens in

den Explosionsstoff eindringen muss: wie es scheint, ist die Chitinhülle nicht nur für Salze, sondern auch für das Wasser impermeabel und ähnelt in dieser Beziehung der Korkhülle der pflanzlichen Zellen. Nach Öffnung des inneren Röhrchens dringt das Wasser augenscheinlich an irgend einem besonders veränderten Punkt der inneren Chitinwand (z. B. in der Gegend der durch Gold färbbaren Reifen, Fig. 11, Taf. XXIX) in den Explosionsstoff ein; an dieser Stelle muss die Kapselwandung semipermeabel sein, wie dies beim Protoplasma der Fall ist, d. h. sie muss das Wasser zum Explosionsstoff durchdringen lassen und die Salze aufhalten: widrigenfalls würde der Explosionsstoff bei unbeschädigten Wänden der ausgestülpten Kapsel sich in flockigen Massen absetzen, was aber in Wirklichkeit nicht der Fall ist. Dass das Aufquellen des Explosionsstoffes eine bedeutende Menge an Energie aufbringt, lässt sich schon daraus schliessen, wie stark die Chitinhülle ausgedehnt wird, wenn die Explosion nur eine Vergrösserung des Volumens der Kapsel ohne Formveränderung zur Folge hat.

Ausserdem existiert augenscheinlich noch eine andere unabhängige Energiequelle, indem Energie bei der Ausstossung des Centralkörpers frei wird. Mit was für einer Energie wir es hier zu tun haben, ist nicht leicht genauer zu bestimmen; jedenfalls lassen sich zwei mögliche Fälle denken: entweder verdankt diese Energie dem flüssigen Teile des Centralkörpers — dem Centrosol —, oder aber dem festen Skelett ihren Ursprung. In ersterem Falle hätten wir es, wie bei amoeboiden Bewegungen, mit einer Flächenenergie zu tun, oder aber, wie bei der Verbindung des Explosionsstoffes mit dem Wasser, mit einer chemischen. Doch scheint es mir am wahrscheinlichsten, dass es eine Energie der Form des festen Skelettes ist. In der ruhenden Kapsel von P a g u r u s ist vor der Explosion (Fig. 9, Taf. XXVI, vgl. ebenfalls Fig. 10d, Taf. XXVI) die Spirale augenscheinlich wie eine Feder zusammengedrückt und befindet sich in einem Zwangszustande, in welchem dieselbe durch irgendwelche Befestigung zurückgehalten wird, wodurch ein bedeutender Vorrat an potentialer Energie aufgespeichert ist. Bei der Ausstossung zerreisen die uns unbekannten Befestigungen, die Feder schnellt auf und die Elastizitätsenergie wird frei. Aus der Mechanik wissen wir, dass auf diese Weise in Federn grosse

Energiemengen frei werden können, und die Wirkung derselben ist besonders intensiv, wenn die Feder momentan vom Zwangszustande in den natürlichen übergeht. Möglicherweise, dass bei einigen Arten diese Energie beim Sprunge neben der hauptsächlichen — dem Quellen des Explosionsstoffes —, eine höchst wichtige Bedeutung hat.

Wenn die Elastizitätsenergie des Centralkörpers schon an und für sich einen ganz bestimmten Bewegungsmodus hervorruft, so benötigt es zur Überführung der ungeordneten Bewegung des quellenden Explosionsstoffes in eine geordnete — den Sprung des Spermiums in bestimmter Richtung — eines festen Mechanismus. In der Chitinkapsel und dem Centralkörper haben wir einen solchen vor uns.

Wenngleich ich auch nicht versucht habe, ein Modell der ausstülpungsfähigen Kapsel zu konstruieren, so lässt sich diese Aufgabe theoretisch doch unschwer lösen. Aus Kautschuk oder einem beliebigen anderen dehnbaren Stoff liesse sich eine Kapsel mit widerstandsfähiger äusserer und dehnbarer innerer Wandung herstellen; durch ringförmige Reifen, Verdickungen, würden die Stellen, wo die äussere Wandung sich bei der Ausstülpung zusammenfalten würde und wo der nach aussen umgestülpte Rand des inneren Röhrchens stehen bliebe, angedeutet sein. Wenn wir nun durch eine besondere Öffnung in den inneren Hohlraum des so hergestellten Modells (im lebenden Spermium ist dieser Raum vom Explosionsstoff ausgefüllt) Luft einblasen, oder, mittels einer Spritze Wasser einführen, so wird sich die Kapsel, wie bei Pagurus ausstülpen. Wir können auch einen mechanischen, dem Sprung des Spermiums entsprechenden Effekt erzielen, indem wir an das Vorderende unseres Kapselmodells ein Anhang in Form des Kopfes und der Fortsätze befestigen und mehrere solche Modelle mit einem Segnerschen Rade verbinden. Wenn wir nun gleichzeitig eine Menge Wassers in die Hohlräume sämtlicher Kapseln eintreten lassen, so werden wir beobachten können, dass die Köpfe nach erfolgter Explosion einen Sprung in entgegengesetzter Richtung (vorwärts) ausführen und das ganze Segnersche Rad eine Wendung in derselben Richtung macht.

Wenn wir in das innere Röhrchen der Kapsel eine künstlich zusammengedrückte Spiralfeder, welche im Augenblick der Kapselexplosion mit Hülfe der einen oder anderen Transmission

auseinanderschnellen würde, einsetzen, so würde durch die Ausstossung des „Centralkörpers“ der mechanische Effekt verstärkt werden, d. h. das Segnersche Rad würde einen stärkeren Sprung in derselben Richtung machen. Doch scheint es mir, dass die Rolle des Centralkörpers im lebenden Spermium keine solche, oder wenigstens nicht ausschliesslich eine solche ist. Der Centralkörper scheint ebenfalls die Bedeutung der oben bei der Beschreibung des Modells bereits erwähnten Befestigung, welche in einem gewissen Stadium zur Aufhaltung des sich ausstülpenden inneren Röhrchens dient, zu haben. Ich habe beobachten können, dass in den Fällen, wenn der Centralkörper ausgestossen wird, die Kapsel meist „normal“ explodiert; im Falle einer „anormalen“ Kapselexplosion dagegen erweist sich der Centralkörper meist als unausgestossen. Vom biophysikalischen Standpunkte aus ist es nicht schwer sich vorzustellen, dass der Centralkörper bei seiner Ausstossung die Rolle einer Befestigung übernehmen kann, wenn wir annehmen, dass zwischen dem Centralkörper und dem inneren Röhrchen eine gewisse Adhäsion vorhanden ist.

Das eben von mir beschriebene Modell ist so kompliziert, dass sich dasselbe als in der Praxis kaum ausführbar erweisen kann. Doch ist der Mechanismus des lebenden Spermiums ein zweifellos noch bedeutend komplizierter. Diese Annahme wird durch den ausserordentlich verschiedenartigen Kapselaustülpungsmodus noch bestärkt; ausserdem sind viele Eigenarten des lebenden Spermiums, — so die Auslösungsweise der Energie durch das Eindringen des Wassers, der Zusammenhang mit dem Centralkörper u. a. — in unserem Modell wesentlich vereinfacht. Was die Verschiedenartigkeit des Ausstülpungsmodus anbetrifft, so scheint mir dieselbe mit den unnatürlichen Bedingungen und ungewöhnlichen Reizen, durch welche dieser Prosess in meinen Experimenten hervorgerufen wird, in Zusammenhang zu stehen. Die Art der Kapselexplosion, welche ich als „anormal“ bezeichne, weist in der Tat die Merkmale eines krankhaften Prozesses auf und zieht den Untergang des Spermiums nach sich. Wenn die Kapsel völlig nach hinten ausgestülpt wird, presst sie den Kopf stark zusammen, was bei Eupagurus ein Verschwinden der

charakteristischen Schraubenform desselben und die Zerstörung der formativen Fasern zur Folge hat; als auf einen noch überzeugenderen Beweis der Vernichtung des Kopfes lässt sich auf das Loslösen von Stücken desselben hinweisen, welche dann unverzüglich Kugelform annehmen (cf. Textfig. 19 f u. 20 g). Zweifellos ist ein solches Spermium nicht mehr befruchtungsfähig, ist durch die „anormale“ Kapselexplosion, durch welche auch die Halsfortsätze stark beschädigt werden, verdorben.[1]) Wenn wir ausserdem den Sprung des Spermiums als Zweck der Kapselexplosion auffassen, so muss letzere in den Fällen, wenn sie in den Anfangsstadien aufgehalten wird, als nicht gelungen betrachtet werden. Mir scheint, dass als einziger Explosionsmodus der Kapsel, welchem man eine funktionelle Bedeutung beimessen kann, der von mir als „normal“ bezeichnete, bei welchem die Kapsel nur halb ausgestülpt wird, ohne dass der Kopf oder Hals dabei beschädigt und der Centralkörper ausgestossen wird, angesehen werden muss; ausserdem muss die Kapselexplosion momentan vor sich gehen, da die Explosionsenergie in diesem Falle am produktivsten verbraucht wird.

---

[1]) Es wundert mich, dass Labbé (1904) die „anormale“ Kapselexplosion als Endstadium der natürlichen Entwicklung des Spermiums von Homarus auffassen konnte; augenscheinlich sind die Zeichen einer Zerstörung des Spermiums seiner Aufmerksamkeit entgangen. Labbé behauptet, dass sich die Form des Kopfes infolge der Kapselexplosion verändere: am „unreifen“ Spermium, d. h. vor der Ausstülpung hätte der Kopf die Gestalt einer Halbkugel, am „reifen“ Spermium dagegen dehne sich derselbe wie bei Pagurus in die Länge aus. Schon vom biophysikalischen Standpunkte aus wäre ein solcher Prozess durchaus rätselhaft, und sicher bin ich, dass Labbé hier in einen Fehler verfallen ist. Seiner Ansicht nach hat sich das „reife“ Spermium, wie er es auf seiner Fig. 12, p. IV darstellt, von den Fragmenten der ausgestülpten Kapsel befreit; mir scheint es dagegen, dass der Kopf dieses Spermiums von der äusseren Wand der Chitinkapsel, welche nach der Ausstülpung zur inneren geworden, wie in einen Panzer eingeschlossen ist, nachdem die nach aussen gestülpte innere Wand sich stark ausgedehnt hat, zerrissen und zerstört ist. Ich kann nur empfehlen, einen Vergleich zwischen der Labbéschen Fig. 12 und meiner Fig. 35, Taf. XXVII, oder Textfig. 20 g anzustellen. Nur muss man die häufig vorkommende Zerstörung der äusseren Wand der ausgestülpten Kapsel mit in Betracht ziehen. Ich mache den Leser nochmals darauf aufmerksam, dass Labbé der Zusammenhang der Kapselausstülpung mit der Bewegung des Spermiums entgangen ist.

Ich habe viel Zeit und Mühe auf das Suchen nach einem spezifischen Reize für den oben geschilderten Prozess gewandt, nach einem solchen Reize, welcher bei Einwirkung auf das Spermium unfehlbar eine „normale“ Kapselexplosion nach sich zöge. Es gibt natürlich viele solche physiologische Prozesse, welche durch die verschiedenartigsten Reize hervorgerufen werden können: als Beispiel erinnere ich nur an die Muskelkontraktion. Anderseits sind uns aber für die Bewegung der Spermien ganz spezifische Reize bekannt; ich habe die höchst interessante Entdeckung Pfeffers im Auge, welcher bewies, dass die Spermien von Farnen durch Apfelsäure, die von Moose durch Rohrzucker angezogen werden. Den von diesem berühmten Botaniker gewiesenen Weg weiter fortsetzend, untersuchte ich nicht nur verschiedene organische und anorganische Stoffe, sondern auch einige physiologische Flüssigkeiten, deren Anteilnahme an der Kapselexplosion ich Grund hatte zu vermuten, auf ihre Wirkung: so das Blutserum eines Weibchens derselben Art, Seewasser, in welchem ihre komplementären Drüsen, ihre abgelegten oder dem Eierstock entnommenen Eier zerrieben waren. Doch wurden meine Versuche nicht von Erfolg gekrönt: einen spezifischen Reiz, welcher stets mit der gleichen Sicherheit eine „normale“ Kapselexplosion hervorgerufen hätte, gelang es mir nicht zu finden. Doch wurde in den meisten Fällen durch die Wirkung der betreffenden Flüssigkeit eine gewisse Anzahl von Kapseln zum Explodieren gebracht, wobei einige „normal“, andere „anormal“ und die dritten nur halb explodierten. Der Prozentsatz der ausgestülpten, speziell der „normal“ ausgestülpten Spermien veränderte sich aber unter verschiedenen Bedingungen; bisweilen wirkte der Reiz momentan, in anderen Fällen mussten die Spermien eine gewisse Zeit in der betreffenden Flüssigkeit liegen.

Besonders erfolgreich wird die Kapselexplosion durch mechanische Reize hervorgerufen. Es genügt, einen gelinden Druck auf das Deckglas, unter welchem die Spermien sich befinden, auszuüben, um sogleich eine „normale“ oder anormale Kapselausstülpung bei einer ganzen Reihe derselben hervorzurufen. Häufig genügt dazu schon das Gewicht des Deckglases selbst. Ich hatte nicht selten Gelegenheit, unter dem Mikroskop das durch den Druck hervorgerufene Platzen der Spermatophoren zu beobachten; hierbei kommt es nicht selten vor, dass die

Kapseln sämtlicher befreiter Spermien explodierten, zuweilen alle ohne Ausnahme „normal“, zuweilen ebenfalls sämtliche — „anormal“. — Zu den mechanischen Reizen rechne ich ebenfalls die Wirkung des osmotischen Druckes. Sowohl in hypertonischen, als auch in hypotonischen Lösungen explodieren die Kapseln sehr vieler Spermien.

So erweist es sich denn auf Grund meiner Experimente, dass die Decapodenspermien, ähnlich den Muskelzellen, auf die verschiedenartigsten Reize reagieren. Doch folgt hieraus natürlich noch nicht, dass unter natürlichen Umständen kein spezifischer Reiz für dieselben existiere, wie die Apfelsäure für die Farnenspermien; existiert doch für die Muskelzellen ein solcher spezifischer natürlicher Reiz — die Nervenströme. Es liegt keine zwingende Notwendigkeit vor, anzunehmen, dieser spezifische Reiz sei ein chemischer Vorgang. Möglicherweise haben wir es hier mit einem weit komplizierteren Fall zu tun; möglicherweise steht die natürliche Kapselexplosion von gewissen Bedingungen, einer bestimmten Lage des Spermiums; und nicht einem, sondern einer ganzen Reihe von aufeinanderfolgenden oder gleichzeitigen Reizvorgängen in Abhängigkeit. Auch ist es durchaus wahrscheinlich, dass die Kapselexplosion im Augenblicke der Befruchtung erfolgt und wir wollen im folgenden Paragraphen etwas näher auf einige diesbezügliche Daten eingehen.

Die obige Beschreibung bezieht sich auf die Spermien der meisten Einsiedlerkrebse und des Hummers. Bei den S. cephalacantha der Brachyuren geht sowohl die Explosion, als auch der Sprung ganz ähnlich vor sich. Die aufeinanderfolgenden Stadien dieses Prozesses bei Herbstia condyliata sind auf Fig. 10 a—d, Taf. XXIX wiedergegeben. Wenn ich die S. cephalacanta ihrer Explosion nach doch zu einer besonderen Gruppe erhebe, so geschieht dieses deshalb, weil die Kapselexplosion derselben meistens von einer Gestaltsveränderung, sowohl des Kopfes selbst, als auch dessen Fortsätze, begleitet wird. Augenscheinlich übt die Kapsel bei den S. cephalacantha einen gewissen Druck auf das osmotische System des Kopfes aus; und dieser Druck wird durch die Kapselexplosion aufgehoben, was dasselbe Resultat, wie eine Verminderung des osmotischen Druckes

im äusseren Medium zur Folge hat. Das Wasser dringt von aussen in den Kopf ein und lässt denselben bis zu kugeliger Gestalt aufquellen, wobei auch die Fortsätze eingezogen werden (cf. Fig. 4, Taf. XXIX). Wie aus Fig. 10 d, Taf. XXIX ersichtlich, findet das Einziehen der Kopffortsätze nicht bei jeder Kapselexplosion statt; doch scheint mir, dass dasselbe als beständige Begleiterscheinung der „normalen" Explosion bei der Befruchtung auftritt, da hierdurch augenscheinlich der Eintritt des ganzen männlichen Chromatius in das Ei garantiert wird (vergl. den folgenden Paragraphen).

Völlig anders vollzieht sich die Kapselexplosion bei Galathea und Munida. Hier wird das innere Chitinröhrchen nicht nach aussen ausgestülpt, sondern springt direkt nach rückwärts hinaus; wenigstens habe ich bei keinem meiner Experimente eine Ausstülpung beobachten können. Der Bau der Chitinkapsel dieser beiden nahestehenden Arten ist deutlich aus Fig. 21 a—f im Text ersichtlich, wo die Kapseln nach Behandlung mit kochendem KOH, durch welche sie natürlich sämtlich mehr oder minder verändert sind, dargestellt sind.

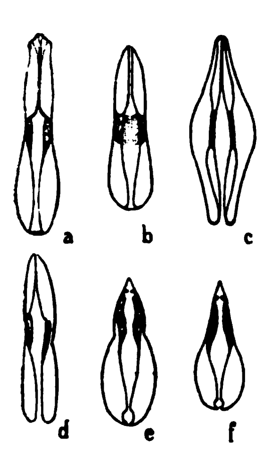


Fig. 21. Mit kochendem KOH behandelte Chitinkapseln von Galathea strigosa (a—d) und Munida rugosa (e, f).

Besonderes Interesse bietet bei Galathea der Bau des inneren Chitinröhrchens, welches in der Mitte einen verdickten Gürtel aufweist. In der Gegend dieses Gürtels berührt das innere Chitinröhrchen das äussere (Fig. 21 a, b), doch ist es nur eine Berührung, vielleicht ein Zusammenkleben, keinesfalls aber ein Zusammenfliessen; lezteres geht klar aus Fig. 21 c u. d hervor. Dank diesem Gürtel zerfällt der innere Zwischenraum zwischen den Kapselwänden in zwei voneinander unabhängige Kammern, eine vordere und eine hintere. Bei Munida (Fig. 21 e u. f) weist das innere Röhrchen ebenfalls den verdickten Gürtel auf, doch nimmt derselbe nicht die Mitte, sondern das Hinterende des Röhrchens ein: aus diesem Grunde ist hier nur eine, der Vorderkammer von Galathea entsprechende Kammer vorhanden.

Ähnlich den Spermien der **Paguridae** und **Homarus** ist die hintere Öffnung des inneren Röhrchens durch einen Chitinpfropfen, welcher für **Galathea** nur auf Fig. 21a sichtbar ist, auf Fig. 21b—d aber schon abgefallen ist, geschlossen. Der Kanal des inneren Röhrchens hat beim lebenden Spermium eine komplizierte Gestalt, welche nach der KOH-Behandlung aber mehr oder weniger verwischt erscheint. Dieser Kanal wird im lebenden Spermium vom distalen Centralkörper ausgefüllt, und zur Aufnahme der verschiedenen Abschnitte desselben sind auch die verschiedenartigen Ausbuchtungen bestimmt (vergl. hauptsächlich die Textfig. 21e u. f). Von aussen wird die Chitinkapsel, wie bei den **Paguridae** und **Homarus**, am lebenden Spermium von einer Protoplasmamembran umgeben (Fig. 18, 19, 20, 24a und 24b, Taf. XXVIII). Was den inneren Hohlraum der Kapsel anbetrifft, so besteht bei **Galathea** ein Unterschied zwischen der vorderen und hinteren Kammer. Die vordere Kammer wird von einer Masse, welche in Bezug auf ihr Verhalten den Farbstoffen gegenüber (cf. Fig. 12 a, Taf. XXIX und Fig. 15, 16, Taf. XXV) viel Ähnlichkeit mit dem Explosionstoff bei **Eupagurus** bietet, ausgefüllt; die die hintere Kammer von **Galathea** anfüllende Flüssigkeit tingiert sich nicht. Bei **Mundia** ist die einzige Kammer von Explosionsstoff angefüllt.

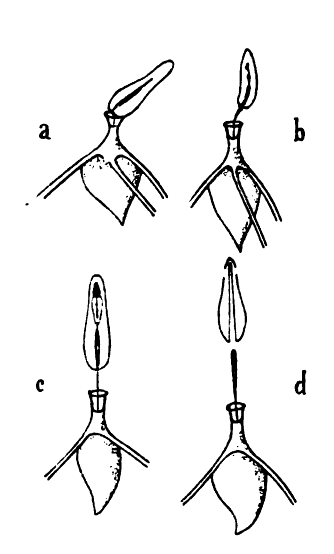


Fig. 22. Spermien von Galathea squamifera in schwach durch Ameisensäure angesäuertem konzentriertem (2) Seewasser.

Zur Aufnahme der Kapsel weist der Hals ein besonderes Schälchen aus sehr festem Stoff, möglicherweise aus Chitin, auf. Ich betone „möglicherweise“, da die Kaspsel leicht aus demselben herausfällt und es wäre daher, selbst wenn es sich nicht durch Kochen in Kalilauge auflösen liesse, schwer möglich, sie wiederzufinden. Die Kapsel löst sich auch unter Einwirkung weniger energischer Reagentien aus dem Schälchen heraus. Auf Textfig. 22a—d sind Spermien von **Galathea** nach kurzem Aufenthalt in durch Ameisensäure angesäuertem Seewasser abgebildet. Die

Kapsel hat sich in allen vier Fällen losgelöst, doch besteht die Verbindung des Centralkörpers mit dem Halse fort und dieser ist aus dem Kanal des inneren Kapselröhrchens auf Fig. 24a—c nur halb, auf Fig. 24d vollständig herausgezogen.

Wenn der Explosionsstoff anquillt, so kann die Kapsel auch hier nur aufgeblasen werden, ohne ihre Form zu verändern, cf. Fig. 12a und b, Taf. XXIX. Meistens explodiert die Kapsel jedoch, wobei sich die Verbindung zwischen der äusseren und inneren Chitinwand längs dem Rande der hinteren Öffnung des inneren Röhrchens löst; das ganze innere Chitinröhrchen wird nach rückwärts hinausgestossen, da der Explosionsstoff beim Quellen einen Druck auf den mittleren Gürtel des inneren Röhrchens ausübt. Gleichzeitig wird auch der distale Centralkörper nach hinten hinausgestossen. Beim Vergleichen der Figur 12c, Taf. XXIX (Goldpräparat) mit Fig. 10, Taf. XXVIII (lebendes Objekt) können wir bemerken, dass das Chitinröhrchen bis zur vorderen Grenze des verdickten Gürtels ausgestossen ist und dass der durch Gold färbbare Explosionsstoff nach der Kapselexplosion wirklich ein grösseres Volumen aufweist.

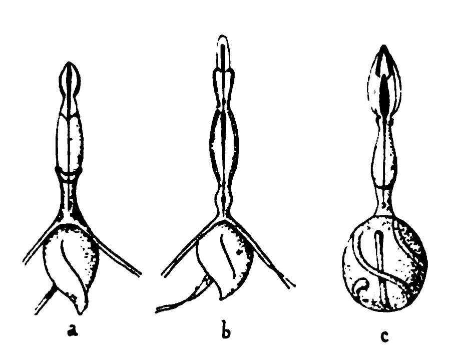


Fig. 23. Verschiedene Typen der Kapselexplosion von Galathea squamifera in hypotonischen Lösungen.

Um sich davon zu überzeugen, dass die Kapseln bei Galathea, ebenso wie wir dies auch bei Eupagurus und Homarus beobachtet haben, in Abhängigkeit von uns unbekannten äusseren Faktoren auf verschiedene Weise explodieren können, empfehle ich dem Leser die eben erwähnten Abbildungen mit Textfig. 23a—c und Fig. 11 u. 14, Taf. XXVIII zu vergleichen. Auf der Textfig. 25c, wo die Kapselexplosion durch Verminderung des osmotischen Druckes hervorgerufen ist, bemerken wir, dass die Protoplasmamembran bei der Explosion der Spermien nicht zerreisst, sondern nur ausgedehnt wird und das ausgestossene innere Röhrchen umgibt;

am Präparat hat sich die Protoplasmamembran von diesem letzteren losgelöst, wie das häufig bei erhöhtem inneren Turgor vorkommt. Auf Fig. 11, Taf. XXVIII ist die Kapsel nicht explodiert und nur der Centralkörper, welcher schon im lebenden Spermium eine quergestreifte (spiralige) Struktur aufweist, ist ausgestossen. Zum besseren Verständnis der Struktur des ausgestossenen Centralkörpers vergl. ebenfalls Fig. 18a und 18b, Taf. XXV. Was die Fig. 14, Taf. XXVIII, anbetrifft, so stellt dieselbe einen augenscheinlich völlig unnormalen Explosionsmodus dar: das innere Röhrchen ist nicht nach rückwärts, sondern nach einer Seite hin ausgestossen.

Auf Fig. 24a—e im Text ist eine Reihe von Stadien der Kapselexplosion bei Munida rugosa wiedergegeben;

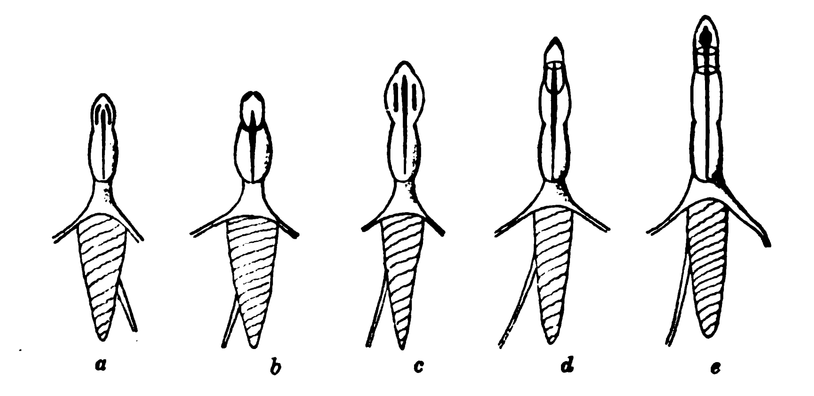


Fig. 24. Verschiedene Typen der Kapselexplosion bei Munida rugosa nach sechsstündigem Aufenthalt in Seewasser unter dem Deckglase.

diese Kapseln explodieren, z. B., nach einem zwei- oder mehrstündigen Aufenthalt in Seewasser unter dem Deckglase. Mir scheint, diese Abbildung ist nach Vergleich mit der Textfig. 23e, f, leicht verständlich, besonders wenn man bedenkt, dass am lebenden Objekt von dem inneren Röhrchen nur der verdickte Gürtel deutlich sichtbar ist.

Wenn auch, wie wir sehen, in der Kapelexplosion bei Galathea und Munida gewisse Abweichungen vorkommen, so nähern sich dieselben doch alle der „normalen“ Explosion; Explosionen, welche sich der „anormalen“ nähern und eine Zerstörung des Spermiums wie bei Eupagurus nach sich zögen,

lassen sich hier nicht beobachten. Wenn sich die Kapselexplosion augenblicklich vollzieht, so hat sie einen Sprung des Spermiums zur Folge. Es liesse sich unschwer ein Modell dieser Spermien anfertigen.

4. Die Spermien beim Befruchtungsprozess.

Kaum ein viertel Jahrhundert ist verstrichen seit O. Hertwig (1878) zuerst den Verschmelzungsprozess des Spermiums mit dem Ei beim Seeigel beschrieb und die Aufmerksamkeit der Forscher auf diesen Prozess lenkte. Und in dieser Zeit ist es gelungen, ausserordentlich viel in dieser Richtung zu tun; die Befruchtung ist in hunderten von Fällen, von der Amoebe an bis hinauf zum Säugetier beobachtet worden. Dabei begnügten sich die Forscher nicht mit der Beobachtung dessen, wie dieser Prozess unter natürlichen Bedingungen vor sich geht, sondern riefen denselben auch künstlich durch Vermischung des Samens mit den Eiern hervor. Und heutzutage stösst man wohl kaum auf eine solche Art, bei welcher ein solches Studium mit noch unüberwindlichen Hindernissen verknüpft wäre. Wie ich bereits in der Einleitung zum gegenwärtigen Kapitel erwähnte, ist es mir nicht geglückt, die Vereinigung des Spermiums mit dem Ei bei den Decapoden zu beobachten, doch will ich damit noch keineswegs die mit dem Studium dieses Prozesses verbundenen Schwierigkeiten als unüberwindlich bezeichnen; ich bin im Gegenteil davon überzeugt, dass, wenn ich die Aufgaben, welche man sich gewöhnlich bei ähnlichen Unternehmungen stellt, im Auge gehabt hätte, meine Bestrebungen zweifellos von Erfolg gekrönt sein würden und ich eine genügende Anzahl von Eiern in den verschiedensten Befruchtungsstadien konserviert hätte. Die Eier der Decapoden sind gross, reich an Eiweiss und lassen sich infolgedessen nur schwer fixieren und schneiden; doch gehört bei genügender Ausdauer und Geduld nur Zeit dazu, um diese rein technischen Schwierigkeiten zu überwinden.

Doch hatte ich nicht das übliche Ziel im Auge: die Verschmelzung des männlichen und weiblichen Erbstoffes im Befruchtungsprozess zu verfolgen. Für mich hat nur der erste Moment des Prozesses ein Interesse: auf welche Weise dringt das Spermium in das Ei ein? Hierzu war ich genötigt meine Beobachtungen ausschliesslich an lebendem Material anzustellen,

was überhaupt auch in anderen Fällen nicht sehr häufig gelingt. Die ersten Stadien aber lassen sich nur dann studieren, wenn eine künstliche Befruchtung möglich ist. Doch geht das Eindringen des Spermiums in das Ei selbst im besten Falle so schnell von statten, dass dieser Prozess sogar für die S. flagellifera besonders von der physiologischen Seite bis jetzt noch nicht in allen seinen Einzelheiten verfolgt worden ist; für die S. vesiculifera konnte ich denselben ebensowenig mit genügender Deutlichkeit verfolgen.

Der Begattungsakt findet bei den daraufhin untersuchten Decapoden[1]) lange vor dem Eierablegen und dem Befruchtungsprozess im eigentlichen Sinne statt. Bei den Krabben (Brachyura, Oxystomata, Dromiidae) füllt das Männchen das Receptaculum seminis des Weibchens mit Spermatophoren an und in diesem bleiben die Spermien denn auch im Laufe der ganzen Jahreszeit; in meinen Aquarien legte ein und dasselbe Weibchen von Inachus scorpio ohne Wiederholung der Kopulation dreimal Eier ab, aus welchen Junge herausschlüpften; und nach dem dritten Male wies das Receptaculum seminis noch eine genügende Menge von Spermien auf. Bei den übrigen Decapoden fehlt ein Receptaculum seminis, und das Männchen klebt seine Spermatophoren an die Bauchseite des Weibchens (bei den Einsiedlerkrebsen auch an die Muschel). Augenscheinlich bleiben bei Seetieren die Spermatophoren nur kurze Zeit an den Bauch angeklebt, denn ich konnte nur Weibchen entweder mit schon abgelegten Eiern, oder noch vor dem Geschlechtsakt erhalten. Nur in einem Falle gelang es mir ein Weibchen von Scyllarus arctus zu bekommen, welches auf der Bauchseite an den beiden ersten Abdominalplatten und zwar nur von der einen rechten Seite einen kleinen Fleck befestigter Spermatophoren trug; dieses Weibchen hatte sich eben von den ausgekrochenen Larven befreit, deren letztes noch vor meinen Augen auskroch. Wahrscheinlich war das Tier im Augenblick des Geschlechtsaktes gefangen worden und zwar vor Beendigung desselben; die Eier, von denen ihre Eierstöcke strotzten, abzulegen hielt sie aus irgend einem Grunde für unbequem und am nächsten Morgen war der Fleck mit den Spermatophoren von ihrem Abdomen verschwunden.

[1]) Brandes, Biol. Centr. 1897. Cano, Atti R. Acad. Sc. Phys. et Mat Vol. VI, 1893.

Unter solchen Umständen war es mir natürlich nicht möglich den Prozess des Eierablegens bei den Decapoden zu beobachten, welche kein Receptaculum seminis aufwiesen; doch bin ich überzeugt, dass mir dies bei den Krabben gelungen wäre, hätte ich mir die Mühe genommen mehrere Mal im Laufe des Tages alle in meinen Aquarien lebenden Weibchen durchzusehen. Laut Berichten anderer Forscher biegt das Weibchen ihren Abdomen unter, wodurch eine beinahe hermetisch abgeschlossene Embryonalkammer entsteht, in welcher wahrscheinlich auch die Vermengung der Eier mit den Spermien vor sich geht, wenn nämlich der Befruchtungsprozess nicht schon früher, im Endabschnitt des Eileiters stattgefunden hat. In der Embryonalkammer befindet sich das Wasser in stetiger Bewegung, wird dasselbe durch die Bewegungen der Abdominalfüsse durcheinandergemischt; die komplementären Drüsen ergiessen ihr Sekret, welches hauptsächlich zur Bildung einer die Eier und die Füsse umgebenden Hülle beiträgt, was zum Ankleben der Eier führte.

Es ist verständlich, dass es schwer fällt diese Bedingungen bei der Befruchtung zu schaffen. Es ist nicht leicht reife Eier und das Sekret der komplementären Drüsen zu erhalten; und wenn es auch gelänge, die Befruchtung herbeizuführen, so wäre es doch kaum möglich die Eier ohne besonders konstruierte Apparate am Leben zu erhalten; vom Abdomen des Weibchens entfernt vegetieren sie nur kurze Zeit fort. Ich habe schon weiter oben meine Versuche beschrieben: ich brachte die grossen Eier in Seewasser auf einen Objektträger und bedeckte sie, nachdem ich die üblichen Vorsichtsmassregeln um einem Zerquetschen derselben vorzubeugen, getroffen, mit dem Deckglase. Hierauf befreite ich in einem anderen Tropfen Seewasser die Spermien aus den Spermatophoren und brachte eine unbedeutende Anzahl derselben an den Rand des Deckglases, indem ich mit Hilfe von Filtrierpapier die Wasserströmung aufrecht erhielt. Ich versuchte ebenfalls eine Infusion aus den komplementären Hautdrüsen des Weibchens und verschiedene Reizmittel zuzusetzen, ohne aber dadurch irgendwie interessante Resultate zu erzielen.

Wenn die Bedingungen dieser Experimente auch zweifellos sehr primitiv sind, so ist es mir dabei doch gelungen, interessante Resultate zu erhalten. Wenn wir ein solches Experiment mit beliebigen beweglichen Spermien des gewöhnlichen (flagellatenförmigen)

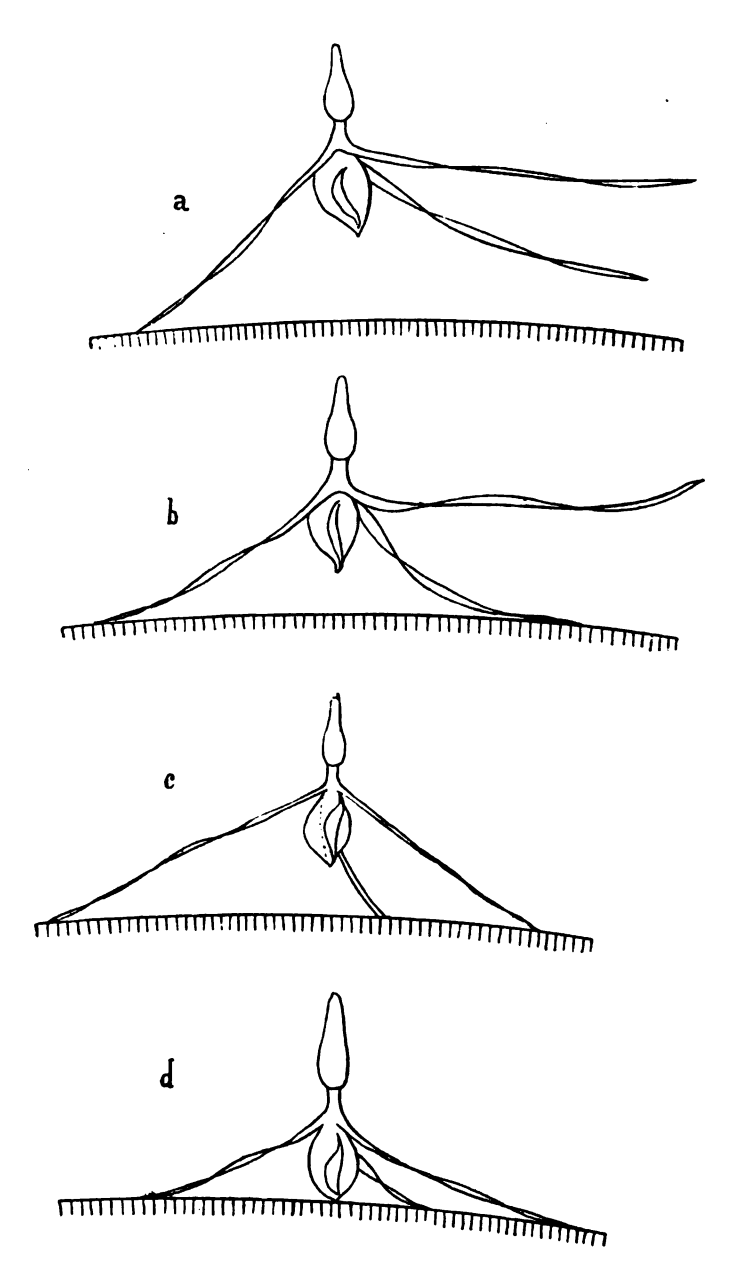


Fig. 25. Vier verschiedene Stadien der Orientierung eines Spermiums von Galathea auf der Eioberfläche.

Typus ausstellen, so werden dieselben in kurzer Zeit alle in unmittelbarer Nähe der Eier Stellung fassen, und wenn ihrer nur wenig waren, sich mit ihren Köpfen der Eioberfläche anheften, wobei die Schwänze eine radiale Richtung einnehmen werden. Zu meinem Erstaunen trifft dieses auch bei den unbeweglichen Decapodenspermien zu: sie haften ebenfalls der Eioberfläche an, bewegen sich dabei aber nicht aktiv, sondern werden passiv durch die Wasserströme übertragen.

Wenn ein Galathea-Spermium von der Wasserströmung nahe am Ei so vorbeigetrieben wird, dass ein Fortsatz die Eioberfläche berührt, so klebt letzterer gewöhnlich sofort an derselben fest (Textfig. 25a). Wenn wir nun das so festgeklebte Spermium weiter betrachten, wobei wir die Strömung des Wassers durch Fliesspapier unter dem Deckglas aufrecht erhalten, so werden wir bemerken können, dass das Spermium anfängt, passiv hin und her zu schwanken und sich auf dem festhaftenden Fortsatze, wie auf einem Füsschen, zu wenden. Gewöhnlich berührt bei dieser Bewegung nach längerer oder kürzerer Zeit auch der andere Forsatz zufällig die Eihülle und klebt sogleich an derselben fest (Fig. 25b). Nun kann das Spermium nur noch in einer Richtung hin und her schwanken und es ist natürlich, dass über kurz oder lang auch der dritte Fortsatz der Eioberfläche anhaftet (Fig. 25c). Nun steht das Spermium, wie auf einem Dreifusse, fest, wobei seine Achse richtig, mit dem Vorderende gegen die Eioberfläche gerichtet, zu letzterer orientiert ist. Wenn nach Befestigung des dritten Fusses das Vorderende des Kopfes sich in einem gewissen Abstande von der Eioberfläche befindet, so verkürzen sich die Halsfortsätze nach und nach bis das Spermium mit der Eihülle in unmittelbare Berührung kommt (Fig. 25d).

Ich drückte mich aus, dass die Spermienfortsätze an die Eihülle ankleben; möglicherweise haben wir es hier mit einer wirklichen Anklebung zu tun, sei es durch Ausscheidung einer besonderen Klebemasse, sei es durch Adhäsion des Protoplasmas der Fortsätze mit dem der Eihülle. Doch haben wir es hier ausserdem einfach mit einer mechanischen Befestigung zu tun: die Eihülle erweis sich unter dem Mikroskop in vielen Fällen als fein porös und in diese Poren dringen die Fortsatzenden, wie Splitter, ein und befestigen sich so.

Es kommt vor, dass die Wasserströmung das Spermium mit der Schwanzkapsel voraus dem Ei zutreibt. Das zugespitzte Kapselende dringt dann in eine Pore der Eihülle und mehr oder weniger tief in das Innere des Eies ein (Textfig. 26).

Genau so wie die Galathea-Spermien fassen auch die von Munida und den Paguridae auf ihrem Dreifuss Stellung. Im Allgemeinen trifft die obige Schilderung auch für die S. cephalacantha, welche häufig nicht drei, sondern mehr Fortsätze aufweisen, zu. Auf Fig. 41a und b, Taf. XXVIII sind zwei Stadien der Orientierung eines Spermiums von Inachus scorpio an der Eioberfläche dargestellt. Hier befestigt sich das Spermium mit Hilfe nicht

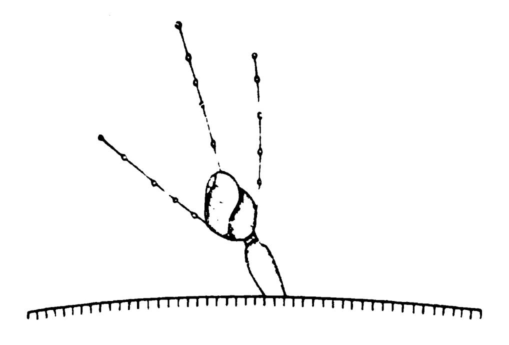


Fig. 26. Ein Spermium von Galathea, zufällig mit dem Hinterende in eine Pore der Eihülle eingedrungen. Die Maceration der Fortsätze fängt an, indem ihre Protoplasmaschicht in kleine Tropfen zerfällt.

nur seiner langen Kopffortsätze, sondern auch seiner vorderen Spitzen, wodurch die Anheftung eine besonders feste wird. Noch fester ist die Orientierung des Spermiums an der Eioberfläche bei Herbstia condyliata, wo ausser den drei den Dreifuss bildenden Kopffortsätzen noch ein Stachel — das zugespitzte Vorderende des Kopfes — welcher tief in das Ei eindringt (Fig. 35, Taf. XXVIII) vorhanden ist.

Bei allen von mir untersuchten Arten kommt, wie bei Galathea, neben der oben geschilderten Orientierungsweise noch eine andere vor, bei welcher nicht die Fortsätze sich an der Eioberfläche befestigen, sondern entweder die Kapsel allein, oder die Kapsel gleichzeitig mit einem der Fortsätze; hierbei kommt

das Spermium meistens seitwärts zu der Eioberfläche zu liegen, häufig jedoch nimmt die Achse desselben gleichfalls eine radiale Stellung ein, wenn auch in entgegengesetzter Richtung: mit dem hinteren Ende nach vorn, zu der Eioberfläche gerichtet. Nun könnte man die Frage aufwerfen, welche der beiden Orientierungsweisen des Spermiums zur Eioberfläche als normal, d. h. der Befruchtung vorausgehend, zu betrachten sei. Im ersten Kapitel kamen wir, ganz unabhängig von jeglichen physiologischen Daten und Erwägungen, ausschliesslich auf Grund morphologischer

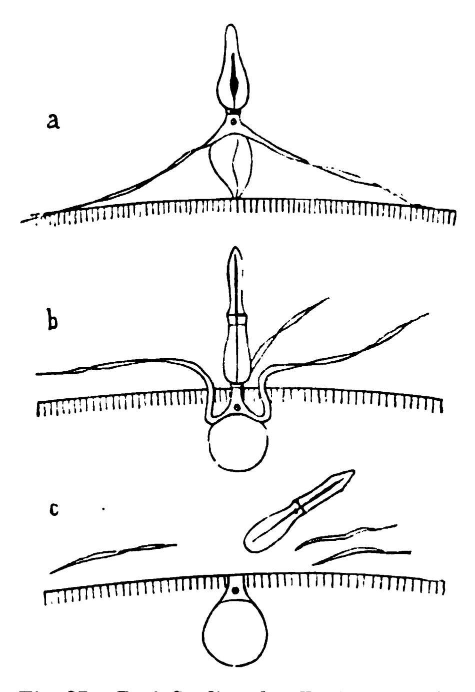


Fig. 27. Drei Stadien des Eindringens des Spermiums ins Ei von Galathea (schematisch).

Beobachtungen zu dem Schluss, dass die Chitinkapsel dem hinteren oder Schwanzstück des Spermiums entspräche. Schon auf Grund dieser Annahme allein erscheint die auf Textfig. 25 und Fig. 35, 36 und 41, Taf. XXVIII wiedergegebene Orientierung als normal im Gegensatz zu der unnatürlichen Orientierung der Textfig. 26, wo das Hinterende nach vorne gerichtet ist. Doch lässt sich da noch eine andere, völlig unabhängige Er-

wägung, welche einen überzeugenden Beweis im selben Sinne liefert, in Betracht ziehen. Wenn wir beobachten, wie die Spermien sich auf ihren Fortsätzen orientieren und auf denselben, mit dem Kopfe voraus, wie auf einem Dreifusse feststehen, so wird uns ganz klar, dass die Fortsätze ebensolche einer besonderen Funktion dienende Organe der Zelle darstellen, wie dies bei den Extremitäten der Tiere der Fall ist. Ihrer zweckmässigen Funtion nach können wir diese Fortsätze als orientierende bezeichnen. Auch ist es uns so klar verständlich, weshalb die Zahl der orientierenden, sowohl Hals- als auch Kopffortsätze, meistens drei ist. Vom Standpunkte der Mechanik ist dies die vorteilhafteste Anzahl, wenn der orientierende Dreifuss auch natürlich durch ein mit mehr versehenes Untergestell ersetzt werden kann, wie dies bei Scyllarus, Astacus, Inachus u. a. der Fall ist. Wenn die auf Fig. 25 wiedergegebene Orientierung des Spermiums uns eine physiologische Erklärung der Zweckmässigkeit der Fortsätze gibt, so erweisen sich letztere für die Orientierung der Fig. 26 als völlig überflüssig und ist ihre Funktion ganz unerklärlich.

Nehmen wir an, die Kapsel des auf seinem Dreifusse auf der Eioberfläche feststehenden Spermiums explodiere; wie wird sich dieser Vorgang abspielen? Ich hatte nicht Gelegenheit, denselben bei Galathea zu beobachten, doch bringe ich auf Textfig. 27a—c dieses Bild so zur Darstellung, wie es meiner Vorstellung nach sein müsste. Bei normaler Kapselexplosion erhält der Kopf einen Stoss nach vorn und dringt in das Ei ein, indem er dessen Hülle durchbohrt. Mit dem Kopfe zusammen dringt auch der den proximalen Centralkörper enthaltende Hals in das Ei ein (Fig. 27b). Die Kapsel selbst aber und die Enden der orientierenden Fortsätze bleiben draussen und lösen sich ab. Wir kennen schon die Stelle, an welcher sich die Kapsel meistens abtrennt (vergl. Textfig. 22): es ist die Grenze zwischen Kapsel und Hals. Hier befindet sich, wie wir wissen, der vordere Ring des distalen Centralkörpers und in diesem Punkte reisst, wie aus der Physiologie der S. flagellifera bekannt, der Schwanz am häufigsten ab, wenn er bei der Befruchtung nicht in das Ei eingedrungen ist. Die Derivate des distalen Centralkörpers sind für die Segmentierung des befruchteten Eies ebensowenig von Nutzen, wie die Mitochondralfäden der orientierenden Fortsätze.

Auf Grund des eben beschriebenen Beispieles liesse sich ein imaginäres Bild des Eindringens sämtlicher S. deracantha in das Ei entwerfen. Für die S. cephalacantha muss dasselbe jedoch ein wenig verändert werden: wenn die Halsfortsätze ausserhalb der Eioberfläche bleiben können, so müssen die Chromatin enthaltenden Kopffortsätze doch zweifellos in dasselbe eindringen. Wir wissen, dass im Augenblick der Kapselausstülpung bei den S. cephalacantha häufig die Kopffortsätze eingezogen werden; dieses muss auch wirklich im Augenblick der Befruchtung stattfinden und in diesem Falle dringt das ganze Chromatin in das Ei ein.

Ich betone nochmals, dass es mir nicht gelungen ist, den Befruchtungsprozess bei Galathea zu beobachten und dass die obige Abbildung nur ein imaginäres Bild gibt. Es lassen sich unschwer solche Präparate anfertigen, wo die Eioberfläche in der Fokusebene des Mikroskops dicht mit Spermien besetzt erscheint, von denen die meisten normal orientiert sind. Es benötigt nun nur eines speziellen Reizes, um die Kapseln zum Explodieren zu bringen und die Köpfe in das Ei hineinzubefördern. Doch muss, ehe dem Spermium dieses Reizmittel zugeführt werden kann, das Ei reif und für die Befruchtung empfänglich sein, was bei der künstlichen Befruchtung schwer zu erreichen ist. Wenn jedoch selbst diese Bedingung erfüllt wäre, so könnte doch von der grossen Anzahl der dem Ei anhaftenden Spermien nur eines in dasselbe eindringen, worauf auf die eine oder andere Weise, wie dies in den meisten Fällen stattfindet, den übrigen Spermien der Zutritt gewehrt werden müsste. So kann denn, selbst im günstigsten Falle, uns nur der Zufall behilflich sein, den Befruchtungsprozess zu beobachten. Doch ist dieser Zufall um so unwahrscheinlicher, wenn wir die Schwierigkeiten der Beobachtung in Betracht ziehen: die unverhältnismässig grossen Dimensionen des Eies im Vergleich zu denen der Spermien, welche nur mit starken Vergrösserungen beobachtet werden können; die völlige Undurchsichtigkeit der Eier, welche die Beobachtung dessen, was innerhalb der Hülle vor sich geht, völlig unmöglich macht; endlich die Notwendigkeit, ziemlich starke Wasserströmungen aufrecht zu erhalten, um die Spermien zum Anhaften an der Eioberfläche zu bringen, eine Notwendigkeit, welche die Einführung einer nur unbedeutenden Anzahl von Spermien nicht zulässt.

Trotzdem glückte es mir in einigen Fällen zu beobachten, wie normal zur Eioberfläche orientierte Spermien explodierten und die Eihülle durchbohrten; bei drei Arten ist mir dieses gelungen und zwar bei Herbstia condyliata, Dromia vulgaris und Paguristes maculatus. Auf Fig. 35 und 36, Taf. XXVIII ist das bei Herbstia beobachtete Bild wiedergegeben. Die Kapsel des normal orientierten Spermiums explodierte vor meinen Augen und der Kern, oder wenigstens ein grosser Teil desselben drang in das Ei ein, wenn es auch, dank der grossen Menge völlig undurchsichtiger Dotterkörnchen, nicht möglich war, innerhalb der Eihülle irgend etwas zu unterscheiden. Die ausgestülpte Kapsel mit dem ausgestossenen Centralkörper blieb noch einige Zeit an der Eioberfläche haften, fiel aber dann ab. Dasselbe konnte ich auch bei den beiden anderen Arten beobachten; doch kann ich keinerlei Beweise anführen, dass ich wenn auch nur in einem dieser drei Fälle es mit dem eigentlichen Befruchtungsprozess zu tun hatte.

Es ist natürlich, dass die im Seewasser an der Eioberfläche festsitzenden Spermien häufig explodieren und springen. Neben der Anwesenheit des Eies sind hier durch den mechanischen Reiz, welchen die Wasserströmungen ausüben, alle Bedingungen der Kapselexplosion gegeben. Und letztere explodieren bei den auf die verschiedenartigste Weise orientierten Spermien bald normal, bald anormal. Bisweilen gelingt es dabei, für die Beobachtung besonders günstige Bedingungen zu erzielen. Die Eier der Decapoden werden von einer dünnen, durchlöcherten Membran eingehüllt, welche unter den einen oder anderen Bedingungen wie eine Blase aufgeblasen wird und sich vom Eidotter loslöst. Anfangs meinte ich, ich hätte es mit der Membran, welche sich, wie beim Seeigel, im Augenblick der Befruchtung bildet, zu tun, später liess sich ihr Vorhandensein sowohl bei zweifellos unreifen Eiern, als auch beim Fehlen von Spermien, konstatieren. Wahrscheinlich hebt sich dieselbe bei Verminderung des inneren Turgors, wie bei der Plasmolyse ab und wir wissen nun, dass derselbe Vorgang auch wirklich bei einer jeden Befruchtung stattfindet; in diesem Falle genügt schon die Abhebung der Membran, um den übrigen Spermien den Eintritt in das Ei zu wehren und dies geht möglicherweise wirklich nach Eindringen eines Spermiums in das Ei, zweifellos aber auch bei unbefruchteten,

ja unreifen Eiern vorsich. Interessant ist es, die Explosion eines Spermiums von Pagurus, welches auf der abgelösten und aufgeblasenen Membran feststeht, wobei die Vorgänge auf beiden Seiten von dieser Membran deutlich verfolgt werden können, zu beobachten. Ist das Spermium richtig orientiert, so durchdringt der Kopf bei normaler Kapselexplosion mehr oder weniger die Membran des Eies, bei anormaler Explosion dagegen springt das Spermium gewöhnlich ab. Neben den richtig orientierten Spermien stösst man aber auch auf solche, welche mit der Spitze der Kapsel voraus und an das Ei herangezogen sind; nun kann es vorkommen, dass die ganze unversehrte Kapsel die Eihülle durchdringt. Bei einer solchen Orientierung des Spermiums stülpt sich, nach normaler Explosion der Kapsel, letztere innerhalb der Membran aus, ist jedoch nicht imstande, den Kopf mit den Fortsätzen durch die Eihülle hindurch nach sich zu ziehen, da der Kopf dabei vom Ei abzuspringen strebt, was nur dank der festhaftenden Kapsel nicht gelingt. Unter solchen Umständen ist es verständlich, dass eine „anormale" Kapselexplosion selten vorkommt und dass, wenn dieselbe innerhalb der Eihülle stattfindet, doch dabei ein bedeutender Teil des, wie bei jeder „anormalen" Explosion, mehr oder weniger beschädigten Kopfes durchgedrängt wird.

5. Die Funktionen der einzelnen Spermienorgane.

Zum Schluss des gegenwärtigen Kapitels und auf Grund der oben berichteten Fakten und Erwägungen will ich versuchen, näher auf die Zweckmässigkeit der einzelnen Teile des Decapoden-Spermiums einzugehen. Hier will ich die die Richtigkeit meiner Erwägungen betreffenden Rückbehalte, welche seinerzeit im Text nötig waren, nicht mehr vorausschicken.

Der Kopf des Spermiums, ebenso wie die Kopffortsätze der S. cephalacantha, enthält den Kern und in erster Linie das Chromatin, welches nach der allgemein anerkannten Anschauung der Träger der erblichen Eigenschaften ist; im Befruchtungsprozesse wird der Kopf ganz in das Ei hineingeführt.

Die formativen Fäden des Kopfes bestimmen dessen meist schraubenförmige, mit scharfen Kanten versehene Form, welche dem Kopfe den Weg im Ei bahnen.

Der Hals enthält den proximalen Centralkörper, welcher nach Boveri für den Befruchtungsprozess unentbehrlich ist, und

von welchem sämtliche Centralkörper des Embryos abstammen. Der Hals dringt zusammen mit dem Kopf in das Ei ein.

Die Funktion der Halsfortsätze der S. deracantha und der Kopffortsätze der S. cephalacantha besteht in der Orientierung des Spermiums auf der Eioberfläche vor der Kapselexplosion. Bei der Befruchtung müssen die Kopffortsätze mit in das Ei eindringen, wogegen die Halsfortsätze ausserhalb desselben bleiben können.

Die Schwanzkapsel spielt die Rolle eines eine bedeutende Energie aufweisenden Fortbewegungsorganes, welches bei der, den Sprung des Spermiums nach sich ziehenden Explosion frei wird. Nach der Explosion hat die Kapsel für den Befruchtungsprozess keine Bedeutung mehr und kann nun ausserhalb der Eihülle bleiben und ganz abfallen.

Der vordere Ring des distalen Centralkörpers dient, wo derselbe zur Ausbildung gelangt (Galathea), als Grenze zwischen Hals und Kapsel, und an dieser Stelle löst sich letztere ab.

Der hintere Teil des distalen Centralkörpers, welcher die Fähigkeit besitzt aufzuschnellen, und in welchem ein gewisses Quantum Elastizitätsenergie aufgespeichert ist, spielt eine orientierende Rolle bei der Kapselexplosion, indem er für den normalen Verlauf der letzteren von Bedeutung ist. Dieser Teil des Centralkörpers wird nach beendigter Explosion ebenfalls unnötig und fällt zusammen mit der Kapsel ab.

IV. Schlusskapitel.

1. Einleitende Bemerkungen.

In den drei vorhergehenden Kapiteln haben wir die Spermien der Decapoden von verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachtet, und wenn einige mögliche Gesichtspunkte — so der biochemische und der entwicklungsphysiologische — von uns nicht berührt worden sind, so ist dies dem Umstande zuzuschreiben, dass in dieser Richtung kaum Resultate von wesentlicher Bedeutung hätten erzielt werden können. So ist eine cytologische, nur durch das gemeinsame Objekt zu einem Ganzen verbundene, Monographie entstanden. Doch beim Studium dieses Objektes sind wir auf Fakten und Erwägungen allgemeinen Charakters gestossen, welche nicht nur für diese, sondern auch für andere

Arten von Zellen von Bedeutung sein können. Zu solchen Fakten muss in erster Linie die Entdeckung elastischer, die komplizierte Form der Zellen bedingender Skelettfäden der Decapodenspermien gerechnet werden. Es drängt sich uns die Frage auf, ob sich in anderen tierischen Zellen von bestimmter Form nicht auch feste formative Strukturen nachweisen lassen?[1])

Weiter sehen wir, dass die festen formativen Gebilde nicht nur die Form der unbeweglichen Spermien bestimmen, sondern auch die Rolle von Mechanismen, welche zur Verwandlung einer ungeordneten Bewegung (wie das Aufquellen des Explosionsstoffes) in eine geordnete (die Ausstülpung der Kapsel und den Sprung des Spermiums) beitragen, übernehmen. Könnte man nicht auch in anderen Fällen, wo wir es mit bestimmten geordneten Bewegungen der Zellen, wie z. B. Flimmer- und Muskelbewegungen, zu tun haben, dieselben von der einfach amöboiden Bewegung herleiten, welche durch einen festen Mechanismus der Form nach umgewandelt wird? Die Bedeutung der Centralkörper und Mitochondrien im Leben der Zelle ist bis zum heutigen Tage eine höchst

[1]) Der Gedanke, dass in allen Fällen des Vorhandenseins einer bestimmten, von der kugeligen abweichenden Zellform die Ursache dieser Form in den festen Gebilden zu suchen ist, liegt so nahe und geht so klar aus der Definition des festen Stoffes hervor, dass es völlig überflüssig erscheinen könnte, näher auf denselben einzugehen. Doch ist diese Anschauung gegenwärtig noch lange nicht als allgemein anerkannt zu betrachten. Es wäre kaum zu verwundern, wenn die reinen Morphologen die Frage vom Aggregatzustande des Protoplasmas der Zellen von bestimmter Gestalt mit Schweigen übergehen würden; jedenfalls scheint es aber merkwürdig, dass dieser Punkt selbst von seiten eines solchen Gelehrten, wie Hamburger, unberührt geblieben ist, welcher in seinem dreibändigen, von der physikalischen Chemie der Zelle handelnden Werke für möglich befindet, das Protoplasma ausschliesslich als flüssiges Hydrosol zu bezeichnen. In den ersten Kapiteln seiner Arbeit erkennt Hamburger noch das Vorhandensein einer festen Grundsubstanz neben den flüssigen Bestandteilen in der Zelle an und berechnet aus seinen Experimenten sogar, welches Volumen die Grundsubstanz der Blutkörperchen einnehmen muss (Bd. I, p. 337—359). Später aber, bei Behandlung der Spermatozoen (Bd. III, p. 4 Anmerkung) erklärt er, dass er unter der Grundsubstanz nur das Volumen der in der Protoplasmaflüssigkeit suspendierten (aufgelösten ?) colloidalen Partikel verstehe, und dass die von ihm angeführten Zahlen als sich auf dieses Volumen beziehend, angesehen werden müssen. Hamburger ist bereit, mit Hardy (1900) anzuerkennen,

rätselhafte. Wir haben versucht, zu zeigen, dass diese Gebilde in den Decapodenspermien als fest und elastisch erscheinen, aus ihnen bildet sich das Skelett des Spermiums und die Mechanismen gewisser geordneter Bewegungen. Liesse sich einer solchen Auffassung der Centralkörper und Mitochondrien als formative Organe nicht eine allgemeinere Bedeutung beimessen?

All diese Fragen stehen mit meinen im Vorhergehenden behandelten Beobachtungen im engsten Zusammenhange und ich halte mich daher für berechtigt, denselben ein besonderes Kapitel, welches so den wirklichen Abschluss dieser meiner Arbeit ebenso, wie die Einführung in die Reihe weiterer „Studien über die Gestalt der Zelle" bildet, zu widmen.

2. Die Zellform und die dieselbe bestimmenden festen Gebilde.

Wir kennen eine umfangreiche Gruppe von Zellen, welche mit vollem Recht als formlos bezeichnet werden können. Dies sind die „formverändernden" Amöben und amöboiden Zellen. Dieselben führen sich völlig als Flüssigkeitstropfen auf und wir haben keine Ursache, in ihrem Protoplasma irgendwelche feste

---

dass in der Zelle „in der Tat ein Gerüst während des Lebens nicht besteht" und dass „das Protoplasma im Leben eine homogene strukturlose Masse bilde" und wenn das Mikroskop uns hier Netz-, Waben- und andere Strukturen zeige, diese entweder als postmortale Erscheinungen oder als Resultat der Fixierung angesehen werden müssten. Und so schreibt ein Gelehrter, welcher tiefer als die meisten andern in die physikalisch-chemischen Lebensprozesse eingedrungen ist, schreibt es im Kapitel von den Spermien, deren wunderliche Formen doch direkt auf die Anteilnahme fester Gebilde im Aufbau der Zelle hinweisen. An anderer Stelle (Bd. III, p. 65) drückt er sich noch bestimmter aus: „es kommt doch im lebenden Protoplasma niemals zu einer Ausflockung oder Erstarrung". Doch weisen schon die von Hamburger bei seinen Experimenten erhaltenen Zahlen darauf hin, dass in den Spermien, ebenso wie in den Erythrocyten und Muskelzellen, ein festes Skelett enthalten ist, welches jeder Veränderung der Form und des Volumens Widerstand leistet. Das Volumen dieser Zellen vermindert sich nämlich in hypertonischen Lösungen lange nicht so bedeutend, wie dies zu erwarten stände, wenn wir annehmen, dass wir es mit von einer semipermeablen, keinen Widerstand leistenden Membran umgebenden Flüssigkeitstropfen zu tun haben. So berechnet der Autor, dass, angenommen letztere Auffassung treffe zu, das Volumen der aus 0,6%iger Kochsalzlösung in 0,9%ige Lösung desselben Stoffes übertragenen Spermien sich um 50% vermindern musste, was in

formative Gebilde zu vermuten (den Kern lassen wir beiseite). Die Bewegung dieser Zellen ist eine typisch ungeordnete, zu deren Hervorrufung es keinerlei fester Mechanismen bedarf. Die amöboiden Zellen sind sowohl im Tier-, als auch im Pflanzenreich ausserordentlich verbreitet, meistens werden dieselben in drei Hauptgruppen eingeteilt: einzellige amöboide Organismen, die amöboiden Elemente des Blutes und der Lymphe und endlich amöboide Sporen oder überhaupt Fortpflanzungszellen. Es kann kaum ein Zweifel herrschen, dass in jeder dieser Gruppen von Grund aus verschiedene Zellen und Organismen einbegriffen sind, welche nur ein zufälliges gemeinsames Merkmal aufweisen: alle sind Zellen ohne festes Skelett und beweglich.

Es gibt übrigens noch eine Reihe von Zellen, bei denen wir keinen Grund haben, nach einem festen Skelett zu suchen, wenn damit auch noch keineswegs gesagt ist, dass ein solches in Wirklichkeit nicht vorhanden ist; das sind die unbeweglichen kugeligen Zellen, deren Form wahrscheinlich ausschliesslich die von Flüssigkeitstropfen ist. Zu solchen Zellen gehören in erster Linie die Eizellen und die Eier; letztere sind zwar in den meisten Fällen von festen Membranen eingehüllt, doch haben diese Membranen weniger eine formative, als eine schützende

Wirklichkeit nur um 10 % geschieht. Hamburger erklärt diesen Widerspruch dadurch, dass mehr als 70 % des Volumens durch Colloidpartikel ausgefüllt wird, deren Volumen sich unter dem Einflusse des osmotischen Druckes nicht verändert. Der Autor ist weit davon entfernt, die Möglichkeit einer Vereinigung dieser Colloidpartikel zu einem festen Skelett anzuerkennen, dessen Elastizität sowohl einer Verminderung, als auch einer Vergrösserung des Zell-Volumens in Abhängigkeit vom osmotischen Druck widerstrebt; wenn wir aber die Möglichkeit einer solchen Auffassung zugeben, so wird es uns klar, weshalb das Volumen der aus 0,6 %iger in 0,9 %ige NaCl-Lösung übertragenen Spermien sich nur um 10 %, nicht aber um 50 % vermindert, was bei Nichtvorhandensein eines festen Skelettes der Fall sein würde. Andererseits gibt Bütschli, welcher viel zur Verbreitung der Auffassung beigetragen hat, dass das Protoplasma sich in flüssigem Aggregatzustande befinde, zu, dass in den, eine bestimmte Form aufweisenden Zellen neben den flüssigen Bestandteilen auch feste elastische Strukturen vorhanden sein können (Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 11, 1901, S. 513—514 und 546). Doch ging er nicht näher auf diese Bemerkungen ein, und wenn wir von der interessanten, nach meiner vorläufigen Mitteilung (B. C. 1905) erschienenen Arbeit Meves (1904) absehen, so ist mir keine Arbeit bekannt, in welcher die Frage von der Abhängigkeit der Zellform von deren festem Skelett mit genügender Genauigkeit behandelt wäre.

Bedeutung; man kann ein solches Ei vorsichtig aus der sie umgebenden Hülle befreien, ohne dass dasselbe, bei entsprechenden äusseren Bedingungen, seine kugelige Gestalt einbüsst.

Nach Beginn der Entwicklung und Segmentierung des Eies weisen die Blastomeren schon eine bestimmte Form auf. Doch wird auch diese Form nicht durch feste formative Gebilde, sondern durch den gegenseitigen Druck der Zellen bedingt; ausschliesslich durch diesen Druck wird auch die Gestalt der Zellen der epithelialen Keimblätter bestimmt; wenn wir nach der Herbstschen Methode durch calciumfreies Seewasser die einzelnen Blastomeren eines Seeigels befreien, so werden dieselben die kugelige Gestalt flüssiger Tropfen annehmen. Daraus lässt sich jedoch noch nicht der Schluss ziehen, dass sämtliche Epithelzellen eines Skelettes entbehren und dass die Form derselben ausschliesslich durch den Druck bedingt werde; weiter unten werden wir Gelegenheit haben, uns auch vom Gegenteile zu überzeugen.

Als einfachstes Beispiel von Zellen, welche eine bestimmte Form aufweisen, mögen die roten Blutkörperchen der Wirbeltiere dienen. Bekanntlich haben diese Körper die Gestalt einer ovalen oder runden, mehr oder weniger flachen Scheibe, häufig mit einer merklichen Erhöhung in der Mitte, welche auf beiden Seiten von einer ringförmigen Rinne von dem verdickten Rande getrennt wird. In meiner vorläufigen Mitteilung[1]) sprach ich die Überzeugung aus, diese Gestalt liesse sich leicht erklären, wenn wir als festes Skelett die ringförmigen Reifen annehmen, welche Meves[2]) bei den Amphibien beschrieben hat. Später beschäftigte sich Meves[3]) eingehender mit dieser Frage und bewies sehr geistreich, dass die Form der roten Blutkörperchen sich wirklich erklären lasse, wenn wir dieselben als einen, von einem

[1]) N. Koltzoff. Über formbestimmende elastische Gebilde in Zellen. Biolog. Centralbl. 1903. S.

[2]) F. Meves, 1903. Zur Struktur der roten Blutkörperchen bei Amphibien und Säugetieren. Anat. Anz. B. 24.

[3]) F. Meves, 1904. Die Hünefeld-Hensenschen Bilder der roten Blutkörperchen der Amphibien. Anat. Anz. B. 24. — Derselbe, 1904. Über das Auftreten von Deformationen des Randreifens usw. Anat. Anz. B. 25.

festen Ringe umgürteten Flüssigkeitstropfen, in dessen Mitte ein festes Korn — der Kern — eingeschlossen ist, auffassen.

Zuerst hat Meves mittels Färbung das Vorhandensein eines Randreifens in roten Blutkörperchen des Salamanders nachgewiesen, wobei er nachwies, dass dieser Randreifen aus einem Bündel von ovalen Fäden besteht (Textfig. 28 a. (Noch deutlicher aber sieht man den Randreifen nach der Wirkung einer 3 %igen NaCl.-Lösung, welche ein Zusammenpressen des

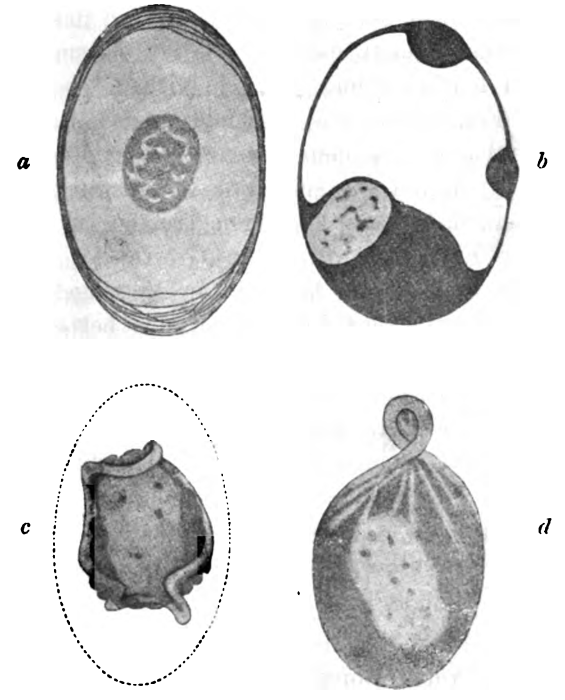


Fig. 28. Rote Blutkörperchen des Salamanders nach Meves.

flüssigen Protoplasmas bewirkt; dabei zerfällt der Protoplasmakörper in mehrere Tropfen, welche frei an dem Randreifen hängen (Textfig. 28 b). In anderen Fällen bleibt der Randreifen an der Oberfläche des sich zusammenziehenden Protoplasmakörpers angeklebt, indem er einige Falten bildet (Textfig. 28 c und d).

Es lässt sich unschwer das Modell eines roten Blutkörperchens der Amphibien herstellen und ich denke, dass ein jeder, der Gelegenheit hatte im chemischen Laboratorium zu arbeiten, solche

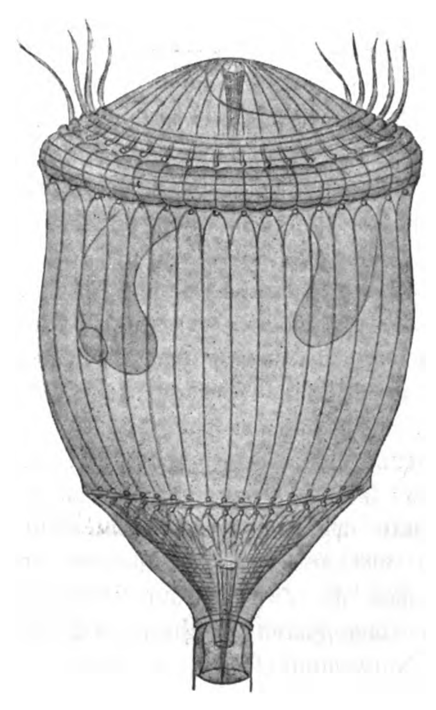
angefertigt hat. Bei qualitativen Analysen wird häufig der sogenannte Meniscus angewandt. Hierzu bedient man sich eines Platindrahts, dessen Ende zu einem, sagen wir ovalen, Ringe gebogen ist. Auf diesen so angefertigten Rahmen wird ein Boraxkristall und der zu untersuchende Stoff gelegt und im Feuer geschmolzen. Das Kristall verwandelt sich in einen flüssigen Tropfen, welcher am Rahmen hängen bleibt und nach Erkaltung fest wird. Für unsere Zwecke kann man statt dessen natürlich einen Flüssigkeitstropfen an den Rahmen bringen, und derselbe würde ebenso hängen bleiben und so das gegenseitige Verhältnis zwischen Skelett und flüssigem Protoplasma in lebenden Blutkörperchen deutlich genug veranschaulichen; doch ist es, dank dem späteren Festwerden des geschmolzenen Borax, bedeutend bequemer, die Form des dem Rahmen suspendierten Tropfens zu untersuchen. Hatten wir einen grossen Kristall genommen, so erhielten wir einen beinahe kugeligen Tropfen. Verringern wir die Menge der Flüssigkeit (d. h. die Grösse des Kristalls), so flacht sich der Tropfen ab; bei weiterer Verringerung erhalten wir eine Scheibe mit verdicktem Rand, bis bei einer weiteren Verminderung die Scheibe zerreisst und die Flüssigkeit sich in einer dünnen Schicht oder in einigen Tropfen an der Oberfläche des Skelettreifens verteilt. Bringen wir an die Scheibe mit verdickten Rändern ein kleines Körnchen, so nimmt letzteres eine centrale Stellung ein und unsere Scheibe wird hier eine Anschwellung aufweisen; in diesem Falle erhalten wir das genaue Modell eines roten Blutkörperchens der Amphibien.

Ausser den roten Blutkörpern ist bei den Metazoen nur noch eine Art freier Zellen von bestimmter Form vorhanden, die Spermien, deren Studium uns viele interessante Daten zur Kenntnis der Entstehung der Form bietet; da diese Zellen jedoch beweglich sind, so werden wir erst im nächsten Paragraphen genauer auf dieselben zurückkommen und uns jetzt der Erklärung der Form einiger einzelligen Organismen zuwenden, wobei wir aber wiederum ihre Mechanismen der geordneten Bewegung ausser Acht lassen werden. Durch besonders komplizierte, ja häufig groteske Formen zeichnen sich die Infusorien aus. Als

Ursache dieser Gestalt wird meistens ihre feine Membran, die sogenannte Pellicula (Bütschli) angesehen. Theoretisch liesse es sich natürlich recht gut annehmen, dass das flüssige Protoplasma hier von einer festen homogenen Hülle zusammengehalten wird, welche nur an der Stelle des Schlundes von einer Öffnung unterbrochen ist. Doch kann das Vorhandensein einer solchen festen homogenen Membran nicht immer als bewiesen gelten: denn sowohl die zweifellos nackten amöboiden Zellen, als auch die im Protoplasma eingeschlossenen Vakuolen erwecken den Eindruck, als wären sie von einer besonderen Membran eingehüllt, was jedoch keineswegs der Fall ist. Was aber keinerlei Zweifel unterliegt, ist das Vorhandensein von festen faserigen Gebilden in der oberflächlichen Protoplasmaschicht der Infusorien. Bei den meisten Infusorien lassen sich diese Fäden unschwer erkennen; auch sind dieselben in strenger, für jede Art bezeichnender Weise angeordnet, indem sie bald Spiralen bilden, bald sich kreuzen und möglicherweise zu Netzen vereinigen. Und wenn wir zugeben, dass diese Fäden aus festem elastischen Stoff bestehen, so genügt das Vorhandensein eines solchen Skeletts in der äusseren Schicht des ihm anhaftenden Protoplasmas völlig zur Erklärung der ausgesprochenen Form, welche sich durch Druck oder bei der Bewegung verändern kann, doch dank der Elastizität des Skelettes augenblicklich wieder hergestellt wird. Vom mechanischen Standpunkte aus ist es gar nicht notwendig, dass die Zwischenräume zwischen den Skelettfäden ebenfalls von einer festen Membran ausgefüllt werden, und ich sehe nicht die Notwendigkeit ein, die sichtbaren Fäden nur als kammartige Erhebungen der festen Pellicula aufzufassen, wenn diese Vorstellung auch in dem einen oder anderen Falle ihre Richtigkeit haben mag. Nicht unmöglich ist es auch, dass die sichtbaren Skelettfäden und -netze in diesem oder jenem Falle sich als Wabenstrukturen erweisen können; doch ich betone, dass vom mechanischen Standpunkte aus dieselben ganz die Rolle wirklicher Fäden spielen.

Eine besondere Aufmerksamkeit zogen schon von jeher die verschiedenartigen Fasern und Spiralen bei den Vorticellidae auf sich; sie sind von vielen Forschern beschrieben worden. Eine besonders ausführliche und genaue Beschreibung verdanken wir Entz (Entz, Geza 1893. Die elastischen und kontraktilen Elemente der Vorticellinen. Math. und naturwiss. Berichte aus Ungarn, Bd. 10). Der Autor bezeichnet die von

ihm beschriebenen Fasern der Vorticellinen als „Myoneme“, hält sie aber mit Cohn, Metschnikoff u. a. selbst für elastische, nicht aber für Muskelfasern. Unter der Pellicula, welche der Autor als feste, ununterbrochene Membran von bestimmter Struktur auffasst, befinden sich vier Schichten solcher elastischer Fasern: und zwar zwei äussere (eine transversale und eine longitudinale Faserschicht) und zwei innere (ebenfalls eine transversale und eine longitudinale Faserschicht). Die Fasern der äusseren Schichten sind bedeutend dünner, weniger deutlich bemerkbar und nehmen an der Differenzierung des Körpers der Vorticella in Abschnitte keinerlei Anteil: die Ringschicht wird durch eine Spiralfaser mit vielen einander dicht genäherten Windungen repräsentiert; senkrecht zu letzteren laufen eine grosse Anzahl von meridionalen Längsfasern der darunter befindlichen Schicht. Sämtliche schroff hervortretende Eigentümlichkeiten in der äusseren Körperform der Vorticellinen werden augenscheinlich durch die elastischen Fasern der beiden inneren Schichten bestimmt, von welchen die tiefer liegende Schicht durch eine geringere Anzahl (24-32) meridionaler Reifen repräsentiert ist, wogegen die Ringschicht nicht von einer ununterbrochene Spirale gebildet wird, sondern sich aus mehreren voneinander unabhängigen und nur in gewissen Ringfalten eingelagerten Spiralen zusammensetzt. Die Form des trichterförmigen unteren Endes von Epystylis umbellaria (Textfig. 29) wird erstens durch ein System von Längsfasern, welche sich im Stiel zu einer massiven elastischen Faser – dem Spasmonema – vereinigen (vergl. weiter unten im nächsten Abschnitt des Kapitels) und zweitens durch mehrere Windungen der Spiralfaser bedingt. Der eben beschriebene Trichter ist vom mittleren tönnchenförmigen Abschnitt durch einen ringförmigen geisseltragenden Wall getrennt, und wir können deutlich erkennen, welchen festen Gebilden dieser Wall seinen Ursprung verdankt: es ist dies eine dicke Ringfaser, welche sich nach Entz aus zwei Windungen der Spirale zusammensetzt. Im tönnchenförmigen Mittelabschnitt bemerken wir nur dicke meridionale Reifenfasern, und nur am hervorragenden Rande stossen wir wieder auf die Spiralringe, wobei, nach Entz, die Zahl dieser Ringe bei


Fig. 29. Das Skelett von Epistylis umbellaria nach Entz.

sämtlichen Vorticellinae die gleiche = 8 ist. (Auf der Abbildung ist der peristomale Wall teilweise eingezogen dargestellt, weshalb auch nur vier Ringe dieser Serie sichtbar sind.) — Die Peristomalscheibe endlich, welche beim Einrollen des Peristoms eingezogen wird und mehr oder weniger flach erscheint, wird erstens durch eine flache, im Centrum der Scheibe ihren Anfang nehmende Spirale, welche längs dem Rande dieser Scheibe bei Epistylis vier, bei anderen Arten nur zwei ringförmige Windungen beschreibt, gestützt; dieselbe Rolle spielen zweitens die Enden der Meridionalreifen, welche sich sämtliche im Centrum zur Bildung eines in das Innere des Körpers gerichteten Bündels vereinigen.

Die Meridionalfasern verästeln sich in den verschiedenen Körperabschnitten — so im Trichter, unter dem peristomalen Rande, im Centrum der Scheibe — häufig; diese Äste können untereiannder anastomosieren; auf diese Weise bilden sie ein fest verbundenes Gerüst. Doch lässt sich nach Entz eine Verschmelzung zwischen den Ring- und Meridionalfasern nicht konstatieren, obwohl eine bestimmte, die Beweglichkeit nicht beeinträchtigende Verbindung entsteht, in der Gegend der unteren Ringfaser und des oberen peristomalen Randes bilden die Meridionalreifen Schlingen, auf welchen die Querringe ruhen (Textfig. 29). Dank diesen „Artikulationen“ erreicht das Skelett der Vorticella einen hervorragenden Grad der Beweglichkeit; doch wie die Vorticella auch ihre Gestalt verändern mag, so kehrt sie doch stets zu ihrem früheren, d. h. zum natürlichen Zustande des elastischen Skelettes zurück.

Bei der Beschreibung des Skelettes der Vorticellinae habe ich mich genau an die Beschreibung Entz angelehnt, habe mir jedoch erlaubt, die vom Autor angewandte Bezeichnung „Myoneme“ überall durch die Bezeichnung „elastische Faser“ zu ersetzen. Mir scheint, dass meine Bezeichnung auch der Auffassung des Autors selbst genauer entspricht, wenn diese Auffassung auch nicht ganz klar ist: wenn Entz auch besonders betont, dass die Myoneme nichts anderes als elastische Fasern darstellen, so spricht er doch nichtsdestoweniger von ihrer „Kontraktilität“ (vergl. weiter unten im folgenden Paragraphen).

Was die nicht freien Gewebezellen der Metazoen anbetrifft, so kann die Frage vom Bindegewebe als erledigt gelten. Die Collagen- und Elastinfasern, um von der Knorpel- und Knochenintercellularsubstanz ganz zu schweigen, galten stets, wenn auch nicht für die Zelle, so doch für das Gewebe als formbestimmend. Heutzutage sprechen die meisten Fakten zu Gunsten der Ansicht, dass diese Fasern ihren Ursprung nicht der Intercellularsubstanz, sondern den Zellen selbst verdanken. Wenn wir die Beschreibung Hardners (1897) lesen, wie sich in den Protoplasmafortsätzen Reihen von Körnern bilden, welche später zu Elastinfasern verschmelzen,

so fällt uns unwillkürlich die Ähnlichkeit dieses Vorganges mit dem hier von mir beschriebenen Entwicklungsprozess der formativen Elemente im Eupagurusspermium auf. Die Bindegewebezellen sind beim Embryo durch flüssige und folglich ihre Form verändernde Protoplasmafortsätze untereinander verbunden; wenn sich jedoch in ihnen feste Fäden zu bilden anfangen, so werden diese Verbindungsfäden beständig, was deutlich an dem Retikularbindegewebe sichtbar ist.

Es lässt sich wohl kaum bezweifeln, dass die Nervenzellen und die Nerven ein festes Skelett besitzen. Es scheint mir völlig unwahrscheinlich, dass im tierischen Organismus gleichzeitig Tausende und Millionen an bestimmten Punkten ihren Anfang nehmende und endigende flüssige Nervenfäden existieren können. Man kann die Form der Nerven nicht den festen Membranen — der Myelin- und Schwannschen Membran — zuschreiben, da dieselben unter Umständen auch gänzlich fehlen können. Zweifellos wird ein jeder Achsenzylinder, ein jeder Fortsatz der Nervenzelle durch ein festes Skelett gestützt. Und mir scheint, wir werden kaum fehl gehen, wenn wir als formative Gebilde der Nerven die sogenannten Nervenfibrillen Apathys und Bethes auffassen.

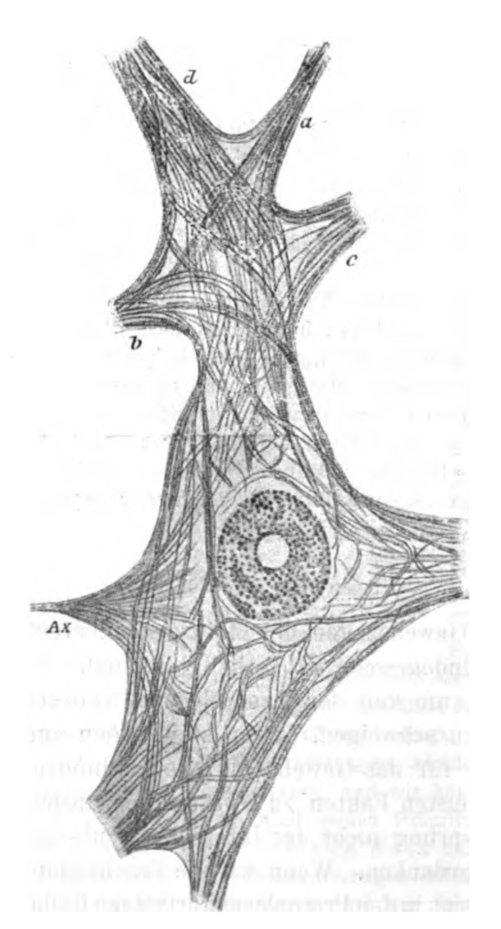


Fig. 30. Eine Ganglienzelle nach Bethe (1903).

Bei Betrachtung der Fig. 30 wird es uns klar, dass das Vorhandensein dieser festen Fibrillen eine vollständig genügende Erklärung der Gestalt der Nervenzelle mit ihren Verzweigungen bietet, auch sind die Fibrillen so angeordnet und in einer solchen Anzahl vorhanden, dass es ganz natürlich ist, in ihnen formative Gebilde zu erblicken. Die Fibrillen werden häufig als die Leiter des Nervenstromes angesehen und dieses kann selbstverständlich auch wirklich ihre Hauptfunktion bilden, während die Formative nur die Bedeutung einer nebensächlichen Funktion hat. In diesem Falle muss man bei der Aufstellung der Theorie der Nervenströme auch dem Umstande Rechnung tragen, dass dieselben durch feste Leiter — Fibrillen — geleitet werden oder zum Mindesten, dass diese Leiter aus Neurogel bestehen.

Ehe wir zum Epithel übergehen, müssen wir in erster Linie darauf hinweisen, dass lange nicht alle Eigentümlichkeiten der Zellen desselben durch den gegenseitigen Druck der Zellen erklärt werden können, wie dies für die frühen Entwicklungsstadien des Epithels der Keimblätter zum mindesten wahrscheinlich ist. Auf diese Weise liesse sich wohl kaum die ausserordentliche Mannigfaltigkeit der Epithelarten und besonders das gleichzeitige Vorkommen von Zellen von verschiedener und doch beständiger Form in ein und derselben Epithelschicht erklären. Ein besonders überzeugendes Merkmal für das Vorhandensein eines festen Skeletts in den Epithelzellen ist aber die Dehnbarkeit der Epithelschicht: die ihre Form verändernden Epithelschichten sind imstande, dieselbe wieder herzustellen. Zwar könnte man diese Elastizität nicht dem Epithel, sondern dem darunter befindlichen Bindegewebe zuschreiben. Doch wäre beim Fehlen eines festen Skeletts die Wiederherstellung der ursprünglichen Gestalt jeder einzelnen Epithelzelle wohl kaum garantiert.

In einigen Fällen ist uns das Vorhandensein von festen formativen Elementen in den Epithelzellen schon lange bekannt. Abgesehen von der Verhornung, können wir auf die zweifelles aus festem Stoff bestehende Retikularschicht vieler Epithelien hinweisen. Im Endothel bestehen die Zellen augenscheinlich aus einem festen Deckplättchen und dem darunter befindlichen flüssigen Protoplasma mit dem Kern. Wahrscheinlich ist

die äussere Oberfläche stets durch ein Skelett gefestigt; zum Skelett muss man meiner Ansicht nach auch die durch Heidenhainsches Hämatoxylin stark färbbaren sogenannten „Kittleisten" der deutschen Autoren rechnen. Zusammen bilden diese Leisten an der Oberfläche des Epithels ein dauerhaftes, festes, wenn auch dehnbares Gitter, in dessen Schlingen die Enden der Zellen eingeschoben sind. Die Zellen können ausschliesslich aus flüssigem Protoplasma bestehen und doch werden ihre Enden unter bestimmten osmotischen Bedingungen (bei einem inneren Turgor von mittlerer Höhe) flach in einem festen Rahmen mit spitzen Winkeln ausgespannt sein; bei erhöhtem Turgor wird die Oberfläche der Zelle nach aussen konvex, bei vermindertem konkav erscheinen; alle diese Fälle lassen sich auch in Wirklichkeit, z. B. in den Schleimzellen des Darmkanals, beobachten.

Zwischen den Epithelzellen lassen sich häufig Intercellularkanäle, welche eine ganz bestimmte Lage aufweisen und streng beständig sind, bemerken. Solche Intercellularkanäle könnten natürlich nicht existieren, wenn sie kein eigenes festes Skelett besässen. Zimmermann (1893) stellt in denselben das Vorhandensein von Gebilden, denen wir eine formbestimmende Bedeutung zuschreiben können, fest. Er fand, dass am Berührungspunkt zweier oder dreier einen Intercellularkanal bildenden Zellen sich längs der scharfen Zellkanten nach Heidenhainscher Hämatoxylinmethode stark färbbare Leisten bilden, welche eine unmittelbare Fortsetzung der Kittleisten darstellen. Mir scheint, die spitzen Winkel der Zellen lassen sich am natürlichsten dadurch erklären, dass die von Zimmermann beschriebenen Leisten durch feste Fasern gebildet werden. Eine einzige solche Faser genügt bei gewissen Veränderungen der angrenzenden Protoplasmamenbran bereits, um die beständige bestimmte Richtung der intercellularen Lympheströmungen anzudeuten. Um dem Kanal aber eine bestimmte Form zu geben, sind zum mindesten zwei formative Fasern nötig, wie dies auch in der Tat meistens der Fall ist. Zimmermann konnte an seinen Objekten in den Kanälen zwischen zwei Zellen stets das Vorhandensein zweier Fasern feststellen. Doch gewinnen grössere Kanäle bei Vorhandensein einer bedeutenderen Anzahl von Skelettfasern an Festigkeit. In den besonders umfangreichen Kanälen zwischen den gigantischen Epithelzellen der Manteldrüsenplatte der Pteropoda (näheres

über diese Zellen siehe weiter unten) gelang es mir, drei und mehr formative Fasern zu konstatieren (cf. Textfig. 31, Can. Kl.)

Soviel mir bekannt, sind für die untere Fläche der Epithelzellen keine formativen Rahmen beschrieben worden. Doch lassen sich hier meistens die einen oder anderen Vorrichtungen zur dauerhafteren Befestigung der Epithelschicht an das darunter

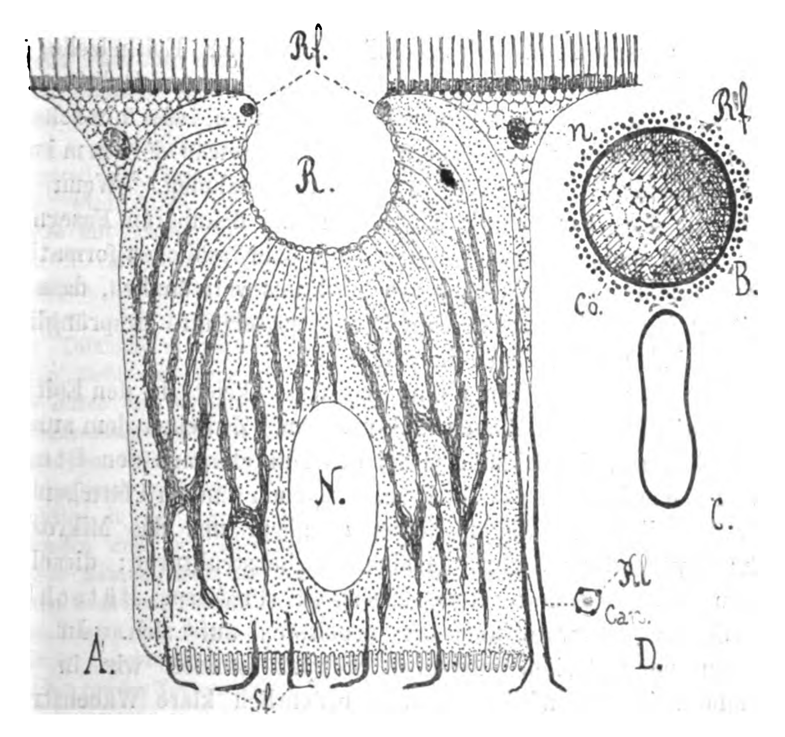


Fig. 31. A. = eine Drüsen- und zwei Flimmerzellen aus dem Mantelorgan von Hyalea. N. = Kern der Drüsenzelle; n. = Kern der Flimmerzelle Sf. = Stützfasern; R. = Reservoir: Rf. = Ringfaser des Reservoirs. B. Der Reservoir von oben gesehen: die äusseren Pünktchen sind die Basalkörperchen der Flimmern; in der Mitte sieht man das Skelettgitter des Reservoirs, in dessen Schlingen sich die intracellulären Kanäle öffnen (Cö.). C. Die Gestalt der Ringfaser bei halbgeöffnetem Reservoir. D. Querschnitt des intercelullarkanales (Can.) mit formbestimmenden Fasern (Kittleisten. Kl.).

befindliche Bindegewebe bemerken, dank welcher diese sämtlichen Formveränderungen der letzteren zu folgen imstande ist. Bei den oben erwähnten gigantischen Zellen der Pteropoda werden diese Befestigungsvorrichtungen durch in Hämatoxylin nach

Heidenhain intensiv färbbare Stützfasern repräsentiert. Dieselben nehmen innerhalb der Epithelzelle ihren Anfang, laufen in der Richtung zur unteren Fläche und verästeln sich wie Wurzeln auf derselben an der Berührungsfläche dieser Epithelzelle mit den Verästelungen der darunter liegenden Bindegewebezelle (Textfig. 31). Es ist schwer zu sagen, welcher der beiden Zellen die eben beschriebenen, augenscheinlich festen Stützfasern ihren Ursprung verdanken, wahrscheinlich aber der Epithelzelle, da anderenfalls ihr Eindringen in dieselbe völlig unerklärlich wäre.

Zum Skelett der Epithelzellen muss man, wie mir scheint, auch die intracellularen Fasern rechnen, welche Flemmings Aufmerksamkeit besonders in Anspruch nahmen. Wenn wir zugeben, dass wir es mit elastischen und dehnbaren Fasern zu tun haben und die oben beschriebenen oberflächlichen formativen Elemente in Betracht ziehen, so wird uns verständlich, dass die Epithelschicht sich auszudehnen und später ihre ursprüngliche Form wieder anzunehmen imstande ist.

In manchen Fällen nimmt das feste Skelett in den Epithelzellen die Form von Wabenstrukturen an. Zwischen dem ausserordentlich mannigfaltigen Epithel des Mantelorgans der Pteropoda bemerken wir die stark ausgezogenen dünnen Plättchen der Flimmerzellen. In diesen Zellen offenbart uns das Mikroskop sehr deutliche und stark färbbare Wabenstrukturen; dieselben zogen die besondere Aufmerksamkeit Professor Bütschlis, in dessen Laboratorium ich arbeitete, auf sich. In den angrenzenden Teilen desselben Organs stossen wir in den Flimmerzellen ebenfalls auf ausserordentlich klare Wabenstrukturen, doch sind die Waben hier bei weitem nicht so scharf ausgeprägt, wie dies bei den oben erwähnten Zellen der Fall ist. Und es erscheint mir nicht unwahrscheinlich, dass die Wände der Zellen in letzterem Falle fest geworden sind und das Skelett bilden, während in anderen Fällen diese Wände ihren flüssigen Zustand bewahren, weshalb dieselben auch nicht so schroff hervortreten.

Als interessantes Beispiel eines komplizierten intracellularen Skeletts will ich den Bau der gigantischen Drüsenzellen der Pteropoda, deren ich bereits obenerwähnte, beschreiben. Das Mantelorgan der Pteropoda thecosomata stellt eine ein- und zweischichtige Epithelplatte dar, welche in mehrere Felder ein-

geteilt ist, wobei jedes Feld durch eine besondere Art von Zellen charakterisiert wird. In den Feldern, wo das Epithel einschichtig ist, wechseln die gigantischen Drüsenzellen mit Flimmerzellen ab; letztere bestehen aus feinen, von Flimmerhaaren bedeckten Plättchen, welche einen bedeutenden Teil der Oberfläche der Drüsenzellen bedecken und an langen dünnen Stielen sitzen, die zwischen den Drüsenzellen bis zur inneren Fläche des Epithels hinunterreichen. Durch einen besonders komplizierten Bau zeichnen sich die Drüsenzellen gewisser Felder bei Hyalea und Cleodora aus. Dieselben erreichen eine ungeheure Grösse und die freie Oberfläche einer jeden ist mit zwei oder mehr Öffnungen, welche von den Plättchen der Flimmerzellen umgeben sind, versehen (Fig. 31). Zwischen den Drüsenzellen befinden sich Kanäle, welche durch formative Fasern gestützt werden: von unten her verästeln sich an der inneren Fläche die Stützfasern. Doch der Hauptteil des Skeletts ist in der Zelle selbst eingeschlossen. Die ganze Zelle wird durch ein System von intracellularen Kanälen durchsetzt, welche mit Schleim angefüllt sind, der sich sehr schön mit Mucinkarmin nach P. Mayer tingiert. Diese intracellularen Kanäle sind augenscheinlich beständig und ihre Wandungen werden durch ein festes Skelett gestützt. Sehr schöne Bilder erhält man bei Färbung durch Thionin oder Toluidinblau nach Hoyer: der strukturlose Teil der Kanäle, das Mucin, färbt sich rosa, die Wandung blau. Diese Zwischenwand zeichnet sich durch eine komplizierte Struktur aus, welche netzartig erscheint. Die Zwischenräume zwischen den Schlingen tingieren sich nur schwach, wie dies in anderen Zellen beim Cytoplasma der Fall ist: voraussichtlich haben wir es hier auch wirklich mit dem Protoplasma des Zellkörpers zu tun, dessen Funktion in der Ausscheidung des Mucins besteht. Die das Netz selbst bildenden und sich ausserordentlich intensiv färbenden Fäden aber müssen meiner Meinung nach als feste Skelettfasern anerkannt werden. Ihrem Verhalten nach dem Thionin und Heidenhainschen Hämatoxylin gegenüber ähneln diese Fasern den festen Skelettfasern der roten Blutkörperchen der Amphibien nach der Beschreibung von Meves (1904). Abgesehen von den Farbreaktionen, abgesehen von der Notwendigkeit, irgendwelche, die intracellularen Kanäle stützende Skelettelemente zu finden, habe ich einen direkten Hinweis darauf, dass die durch Thionin färbbaren Zwischenwände zwischen den Schleimkanälen einen festen Stoff enthalten: in polarisiertem Lichte erweisen sich dieselben als anisotrop! Bei Betrachtung der lebenden Zellen in nicht polarisiertem Lichte erscheint ihre innere Struktur kaum angedeutet, bei sich kreuzenden Nikols treten die Skelettbalken stark glänzend auf schwarzem Grunde hervor.

Die obenerwähnten Öffnungen führen in ziemlich tiefe Höhlungen, die ich als Reservoire bezeichnen will. Diese Öffnungen stehen meistens weit offen, doch können sie sich schliessen, indem sich die Ränder unregelmässig zusammenfalten. Längs dem Rande der Öffnung verläuft eine in Hämatoxylin nach Heidenhain intensiv färbbare dicke Ringfaser. Mir erscheint diese Faser fest und strebt dieselbe augenscheinlich, die Öffnung offen zu halten. Wenn sich die Öffnung — augenscheinlich dank der Kontraktion des flüssigen Protoplasmas — schliesst, faltet sich der Skelettring zusammen; nach Auf-

hebung der wirkenden Kraft streckt sich derselbe wieder aus. Der Boden des Reservoirs wird ebenfalls durch ein besonderes Skelett gestützt, ein Gitter, welches aus dicken, durch Heidenhainsches Hämatoxylin färbbaren Fasern besteht; mit diesem Gitter gelangen die sich verjüngenden Enden der inneren feineren Balken in Berührung und verschmelzen augenscheinlich mit demselben; die Öffnungen des Gitters entsprechen den Drüsenkanälen.

Ich beschreibe und bringe hier nur die hauptsächlichsten Teile des komplizierten Skeletts dieser interessanten Zellen zur Abbildung: über viele der von mir beobachteten Eigentümlichkeiten des Baues derselben habe ich mir selber noch nicht genügend Klarheit verschafft, andere stehen mit der Drüsenfunktion der Zellen in Zusammenhang. Die nähere Schilderung meiner diesbetreffenden Beobachtungen verlege ich auf eine andere Gelegenheit.

Der Zellkern hat häufig kugelförmige Gestalt, bisweilen wird demselben die Fähigkeit, amöboide Bewegungen auszuführen, zugeschrieben, in einigen Fällen dagegen weist er eine ganz bestimmte Gestalt auf. Die Frage vom Vorhandensein einer besonderen Kernmembrun, in welcher man die Ursache der Form des Kernes suchen könnte, wird von den meisten Forschern in negativem Sinne beantwortet. Doch wird häufig beschrieben, dass gerade an der Oberfläche des Kernes sich ein Lininnetz zusammen mit Chromatinkörnchen oder -fäden ansammelt.

Interessante Strukturen beschreibt Münch[1]) in den gestrecktenKernen der Muskelzellen. Ein jeder Kern wird, wie aus seiner Schilderung hervorgeht, von einem dicken Spiralfaden umwunden, welcher, wie der Autor meint, aus Chromatin besteht. Wenn wir diesen Faden für fest ansehen, so sind wir nicht mehr genötigt, noch irgend andere Skelettgebilde zur Erklärung der Gestalt des Kernes zu suchen.

Es genügt, einen Blick auf die typische, beständige Form der Chromosomen zu werfen, um sich davon zu überzeugen, dass dieselben aus einem festen Stoff bestehen oder zum mindesten ein festes Skelett besitzen. Wenn wir auch bis heute nur über wenige genaue Daten über die innere Struktur der Chromosomen verfügen, so neige ich mich doch mehr letzterer Ansicht zu. Mir scheint, dass die Chromosomen aus Chromogel, d. h. aus einem festen Skelett mit flüssigem Inhalt bestehen. Die Chromosomen können nämlich aufquellen und von neuem zusammen-

[1]) Münch, 1903, Arch. für Mikr. Anat.

schrumpfen, wobei sie im allgemeinen, trotz der starken Volumenveränderungen, ihre Form bewahren. Diese Volumenveränderung findet nahezu bei jeder mitotischen Teilung statt, besonders auffällig aber im Laufe des Wachstums und Reifungsprozesses der Ovocyten, wie dies aus den eingehenden Schilderungen Borns (1894) und Rückerts (1892) dieses Vorgangs bei den Amphibien und Selachiern hervorgeht. Ebenso empfehle ich die lehrreiche Tabelle in Wilsons Werk der Aufmerksamkeit des Lesers. Hier in jungen Ovocyten wachsen die Chromosomen bedeutend aus (Fig. 32 A); sie bestehen aus Chromogel mit stark färbbarem

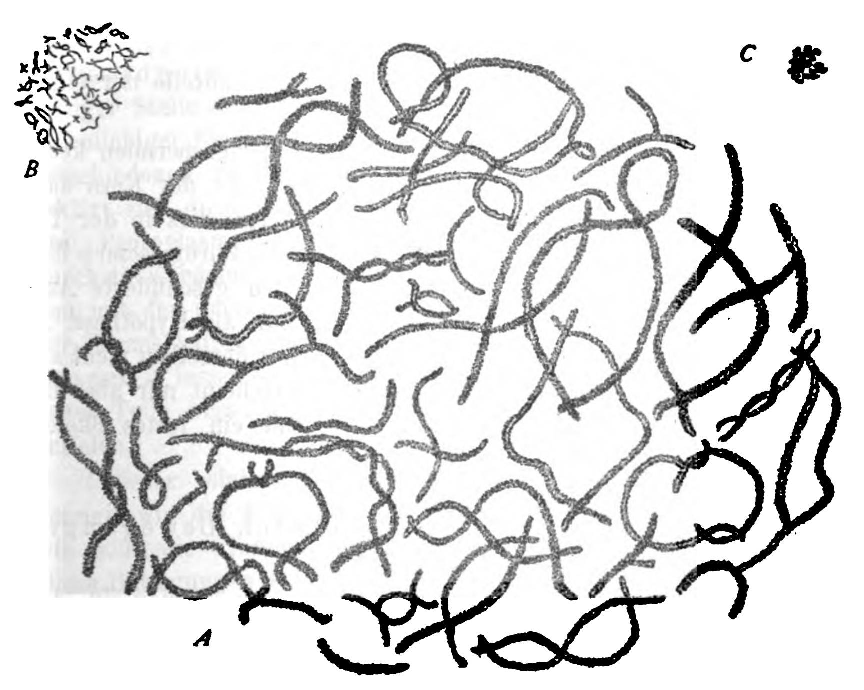


Fig. 32. Chromosomen einer und derselben Ovocyte von Pristiurus, in verschiedenen Stadien des Wachstums bei gleicher Vergrösserung. Nach Puckert aus Wilson. A = Ovocyt von 3 mm Durchmesser; B = 13 mm; C = das Ei.

Skeletten. Beim weiteren Wachstum der Ovocyte werden die Chromosomen allmählich kleiner und kleiner, indem sie eine bestimmte Form behalten; wahrscheinlich vergrössert sich hier die feste Phase auf Kosten der flüssigen (Fig. 32 B und C).

Beim Aufquellen der Chromosomen, das nach jeder mitotischen Teilung eintritt, vergrössert sich der flüssige Teil

des Chromogels auf Kosten der festen Teile, bei deren Verminderung die Form der Chromosomen nach und nach verloren geht; im ruhenden Kerne lassen sich schon keine Chromosomen beobachten. Doch existiert, wie bekannt, die Theorie, dass die Chromosomen auch in diesem Stadium in latentem Zustande ihre Individualität wahren. Möglicherweise beruht diese Individualität eben in den Resten des Chromogelskeletts, dessen Schlingen bis zur Unkenntlichkeit aufgeblasen sind. Wenn die auf das Aufquellungsstadium folgende Zusammenschrumpfung (bei Beginn des nächsten mitotischen Teilungsprozesses) eintritt, so stellt das Skelett der Chromosome, dank seinen elastischen Eigenschaften, die ursprüngliche Form derselben wieder her und wächst nach und nach wieder auf Kosten der flüssigen Bestandteile der Chromosome an.

Übrigens sehen wir, dass in den Decapodenspermien keine Spur von Chromogel zu bemerken ist und dass der Kern ausschliesslich aus Chromosol gebildet wird. Wenn dies in der Tat der Fall ist, so büssen im gegebenen Falle die Chromosomen ihre Individualität ein. Im übrigen ist die oben geschilderte Auffassung der Struktur der Chromosomen nur als Hypothese zu betrachten; möglicherweise besteht das Skelett derselben nicht aus Chromatin, sondern aus Linin. Zweifellos erscheint mir aber die Behauptung, dass die Chromosomen irgend ein festes Skelett besitzen müssen.

3. Die Mechanismen der geordneten Bewegungen der Zelle.

Als einfachste Art der Bewegung, welche man in der lebenden Zelle beobachtet, ist zweifellos die amöboide anzusehen. Es sind viele Versuche, eine befriedigende biophysikalische Erklärung der amöboiden Bewegung zu liefern, gemacht worden; ich weise nur auf die Theorien Quinkes, Kühnes, Bütschlis, Vervorns, Pütters u. a. hin. Wie verschieden die Auffassungen dieser Forscher in ihren Einzelheiten auch sein mögen, haben ihre Theorien doch einen gemeinsamen Ausgangspunkt: alle gehen sie von der Auffassung der Zelle als eines flüssigen Protoplasmatropfens aus, dessen Gleichgewichtszustand die Kugelform ist, welche sich jedoch verändern und durch lokale Veränderungen der Oberflächenspannung Fortsätze aussenden kann.

Über die Ursachen, welche diese Veränderungen der Oberflächenspannung herbeiführen, gehen die Ansichten der Autoren auseinander, doch lassen wir diese augenscheinlich nebensächliche Umstände betreffende Meinungsverschiedenheit ausser Acht. Für uns ist nur die Feststellung der Tatsache, dass die amöboide Bewegung der beste Beweis des flüssigen Aggregatzustandes des Protoplasmas ist, von Bedeutung. Wenn wir Heidenhains Hypothese ausser Acht lassen, so setzt keine der modernen Theorien zur Erklärung dieser Bewegung die Notwendigkeit eines Vorhandenseins komplizierter fester Mechanismen im Protoplasma voraus.

Die amöboide Bewegung stellt eine typische formlose, ungeordnete Bewegung dar. Die Fortsätze können an beliebiger Stelle der Oberfläche auftreten und die Zelle kann sich in beliebiger Richtung fortbewegen. Zwar unterscheiden sich die verschiedenen Zellen durch die „Form" ihrer Fortsätze, doch erklärt sich diese Form nicht durch den festen Aggregatzustand des Protoplasmas oder dessen Skeletts, sondern sie wird durch die Kohäsion der flüssigen Protoplasmapartikel untereinander und mit der umgebenden Flüssigkeit bestimmt. Bei Veränderung der Eigenschaften des flüssigen Tropfens und der umgebenden Flüssigkeit lassen sich an diesem Modell ohne jede Anteilnahme fester Teile verschiedene Formen pseudopodienartiger Fortsätze erzielen.

Dieser einfachsten ungeordneten, amöboiden Bewegung können wir die höheren geordneten Bewegungen der Zelle, wie z. B. die Flimmer- und Muskelbewegung, gegenüberstellen. Diese Bewegungen zeichnen sich in der Tat durch eine bestimmte komplizierte Form aus, zu deren Erklärung man unbedingt das Vorhandensein von festen, eine bestimmte Gestalt aufweisenden, elastischen Bestandteilen anerkennen muss. Dort, wo wir in der unorganisierten Natur auf geordnete Bewegungen stossen, liegen denselben stets feste Maschinenwerke zu Grunde, welche die ungeordnete Bewegung in eine geordnete umgestalten. Die auf einer Fabrik gebrauchte Energie wird als chaotische Molekularbewegung im Ofen des Dampfkessels frei. Doch schon die Bewegung des Schiebers im Dampfkessel ist eine geordnete Bewegung, welche aus der ungeordneten entstanden ist, dank dem festen Mechanismus der Dampfmaschine. Und von einem festen Mecha-

nismus auf den anderen übergehend, wird die ungeordnete Bewegung im Ofen des Dampfkessels zuletzt bis zur komplizierten Bewegung des Weberschiffchens im Webstuhle umgestaltet. Es unterliegt keinem Zweifel, dass in der Muskelzelle dasselbe vor sich geht; und wenn wir eine Erklärung der Kontraktion der Muskelfaser finden wollen, so müssen wir in derselben ein festes Skelett zu entdecken suchen, welches die ungeordnete Bewegung in eine geordnete umzugestalten imstande ist. Sehr wahrscheinlich ist es, dass die Muskel-, Flimmer- und andere geordnete Bewegungen sich genetisch von der amöboiden herleiten lassen. Wahrscheinlich ist auch hier die in der Muskel- oder Flimmerzelle wirkende Energie, die der Oberflächenspannung und der ungeordneten Bewegung, welche hier mit Hilfe der Zellmechanismen in eine geordnete umgestaltet wird, die amöboide Bewegung des flüssigen Protoplasmas. Doch ist es möglich dass in dem einen oder anderen Falle der Bewegung eine andere Energiequelle zu Grunde liegt, so z. B. eine Veränderung des osmotischen Druckes (die Veränderung der Spermienform in hypertonischen Lösungen) oder ein chemischer Prozess (das Aufquellen des Explosionsstoffes der Kapsel) usw. Doch werden wir unten unter einer ungeordneten Bewegung immer die typisch amöboide Bewegung, d. h. die Veränderung — das Ausdehnen und Zusammenziehen der Oberfläche ohne Volumenveränderung — verstehen.

Als Beispiel der einfachsten geordneten Bewegung der Zelle wollen wir etwas näher auf die metabolische Bewegung von Euglena eingehen. Dieser Organismus zeichnet sich bereits durch eine bestimmte Gestalt aus. Im allgemeinen lässt sich die Euglena mit einer Spindel vergleichen, wobei dieselbe bei verschiedenen Arten mehr oder weniger in die Länge gezogen erscheint. Es lässt sich auch unschwer das diese Form bestimmende Skelett auffinden. Das Mikroskop offenbart uns hier einen, oder möglicherweise auch mehrere, den Körper der Euglena gewissermaßen einhüllenden Spiralfaden (vergl. Textfig. 33); möglicherweise stellt dieser Faden nur eine Verdickung der feinen Pellicula dar, doch ändert dieses an der Sache nichts. Der von der Spirale zusammengehaltene Körper der Euglena nimmt so die Form einer Spindel an, an welcher sich

ein vorderes und hinteres Ende unterscheiden lässt. Einige Arten zeichnen sich durch ein so hervorragend festes Skelett aus, dass die Elastizität desselben nicht durch die Bewegungen des Protoplasmas überwunden werden kann; bei anderen Arten kann das Protoplasma auch innerhalb des Skelettfadens Bewegungen ausführen, und wir sagen dann, dass diese Arten „metabolischer" Bewegungen fähig sind. Hierbei strömt das Protoplasma dem vorderen Ende zu und führt eine Ausdehnung der Spirale herbei; so werden sehr charakteristische Formen erzielt, die später wieder zu ihrer ursprünglichen spindeligen zurückkehren, welche das elastische Skelett nach Aufhebung der wirkenden Kraft anzunehmen strebt. Wie einfach die metabolische Bewegung der Euglena auch sein möge, so lässt sich dieselbe doch schon keinesfalls als amöboid bezeichnen: hier haben wir schon eine geordnete Bewegung vor uns.

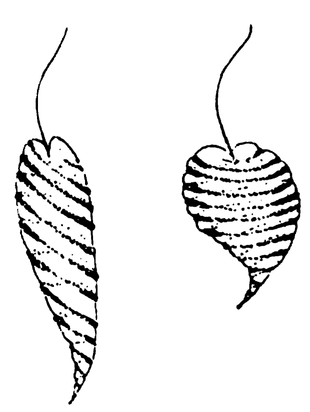


Fig. 33. Euglena viridis in ausgezogenem und contrahiertem Zustande.

Stellen wir uns eine spindelförmige Zelle vom selben Typus wie Euglena vor, nur dass dieselbe stärker in die Länge gedehnt ist und sich durch ein besonders festes und gleichzeitig dehnbares Skelett auszeichnet: wir erhalten eine typische glatte Muskelfaser. Bei eingehender Untersuchung der glatten Muskelfasern lässt sich in denselben stets das Vorhandensein anisotroper Fibrillen feststellen. Man bezeichnet dieselben häufig als kontraktile Fibrillen, in der Voraussetzung, dass gerade sie die Quelle der Bewegungsenergie darstellen; diese Vorstellung, auf welche ich weiter unten des näheren eingehen werde, halte ich für durchaus unrichtig; mir erscheinen diese Fasern vielmehr als feste, dehnbare und formative Gebilde. In den verschiedenen Zellen sind die Fibrillen verschieden, häufig sehr kompliziert, angeordnet: bald laufen mehrere solche Fibrillen die Muskelzelle entlang und zwar meistens unmittelbar an der Oberfläche, bald winden sich dieselben ein wenig, bald erscheint die Muskelzelle

von einer oder mehreren Spiralen umwunden. Von letzterem Typus ist auch die besonders unter den Mollusken weitverbreitete doppelte Schrägstrichelung der Muskelzellen herzuleiten. Häufig sind ausser den dickeren, oberflächlichen Grenzfibrillen (Heidenhain) noch feinere, tiefer liegende Längsfibrillen vorhanden, obwohl hier möglicherweise bisher Reihen von Waben als Fibrillen aufgefasst werden. All diese festen Gebilde zusammengenommen bilden das feste Zellskelett, dessen „natürlicher Zustand" sich demjenigen der ruhenden, nicht ausgedehnten Muskelzelle nähert. Die Fibrillen sind dehnbar, doch in verschiedenem Maße; wenn nun im flüssigen Protoplasma der Zelle unter dem Einflusse eines Reizes ein gewisses Quantum Energie frei wird und sich die-

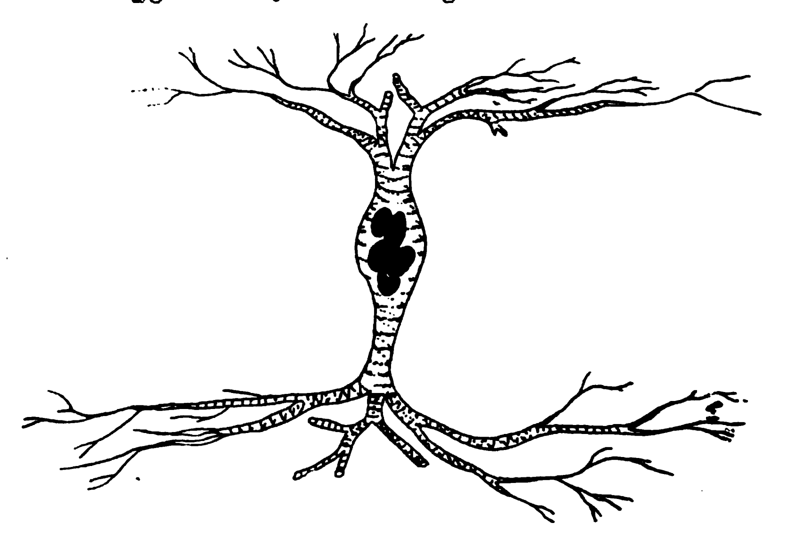


Fig. 34. Eine Muskelzelle aus der Mantel von Hyalea.

selbe, im Bestreben Kugelform anzunehmen, zusammenzieht, so wird das Skelett der Zelle in ganz bestimmter Richtung deformiert und die Muskelfaser wird dicker und kürzer. Wird die Wirkung der Energie im flüssigen Protoplasma aufgehoben, so kehrt auch das Skelett aus seinem „Zwangszustand" zu seinem „natürlichen Zustand" zurück.)

Eine noch kompliziertere geordnete Bewegung lässt sich in den verästelten Muskelzellen feststellen. Der Mantel der Pteropoda (und vieler anderer Mollusken) besteht aus zwei Epithelschichten, zwischen welchen eine lymphatische Höhlung eingeschlossen ist. Der Mantel ist sehr kontraktil. Wenn die Lymphe in denselben eintritt, dehnt er sich aus; zur

Kontraktion dient ein Muskelapparat, welcher hauptsächlich aus regelmäßig angeordneten verästelten Muskelzellen gebildet wird, deren Körper sich in der Lymphhöhlung befindet, wogegen die sternförmig verästelten Enden sich auf die innere Fläche des oberen und unteren Epithelblattes erstrecken (Textfig. 34). Wenn die Zelle sich kontrahiert, so nähern sich einerseits die Epithelblätter einander, wobei der Umfang der zwischen ihnen befindlichen Höhlung sich verringert, andererseits aber kontrahieren sich beide Blätter entsprechend in derselben Ebene, d. h. ohne wesentliche Faltenbildung. Diese komplizierte geordnete Bewegung lässt sich von der ungeordneten amöboiden Bewegung des flüssigen Protoplasmakörpers unserer Zelle ableiten, dank dem letztere einschliessenden, festen Skelettmechanismus. Bei Betrachtung der lebenden Zellen könnte man dieselben für quergestreifte Muskelzellen halten; doch überzeugt uns das Studium der mit Hämatoxylin gefärbten Schnitte davon, dass der Körper der Zellen und deren Fortsätze von Spiralfäden eingeschlossen werden, welche nicht nur die Form der ruhenden Zelle, sondern auch deren Bewegungsmodus bestimmen. Unter dem Einflusse eines Reizes kontrahiert sich der flüssige Protoplasmakörper, die Windungen der Skelettspiralen nähern sich einander und nun findet die komplizierte Bewegung statt, welche wir oben beschrieben haben. Hört die amöboide Bewegung auf, so nimmt die Zelle, dank der Elastizität des Skeletts, wieder ihre ursprüngliche Gestalt an.

Über den Bau und die Kontraktion der quergestreiften Muskelfasern wissen wir bis heute sehr wenig.[1]) Als zweifellos können wir nur eins annehmen, und zwar, dass dieselben ein kompliziertes festes, anisotropes Skelett besitzen. Die Bilder der sich kontrahierenden Muskelspindel berechtigen zur Annahme, dass die Lehre vom colloidalen Zustande eine grosse Rolle bei der Erklärung dieses Prozesses zu spielen berufen ist: in der quergestreiften Muskelfaser wechseln augenscheinlich nicht feste (anisotrope) und flüssige (isotrope) Scheiben ab, sondern Myogelscheiben mit vorwiegend fester und vorwiegend flüssiger Phase; bei der Kontraktion kann sich das Verhältnis der festen und flüssigen Phase in jeder Scheibe verändern. Doch glaube ich jedenfalls, dass wir unsere Vorstellung über den Bau der quergestreiften Muskelfaser folgendermaßen vereinfachen können: dieselben stellen mehrkernige Zellen, deren Protoplasma in viele Fächer mit festen Wänden eingeteilt ist, dar. In jedem dieser Fächer ist sozusagen eine „besondere Amöbe" eingeschlossen, und wenn nun sämtliche Amöben sich gleichzeitig kontrahieren, so wird das Skelett der Muskelzelle in ganz bestimmter Richtung

[1]) Zur Charakteristik der Meinungsverschiedenheiten über diese Frage ist Münchs Arbeit von Interesse.

deformiert. Übrigens lässt die ausserordentliche Schnelligkeit. mit welcher die Kontraktion der quergestreiften Muskel vor sich geht, auf Mitwirkung irgend anderer Energiequellen, neben der Oberflächenenergie, vermuten.

Wenn man in Muskel- oder anderen beweglichen Zellen Fibrillen auffindet, so werden dieselben häufig als kontraktil bezeichnet, wobei gerade in ihnen die Ursache der Bewegung, die Quelle der entwickelten Energie vermutet wird. An den von uns analysierten Fällen sehen wir, dass dies jedoch nicht der Fall ist: die Bewegung hat im flüssigen Protoplasma, welches eine gewisse Energie entwickelt, und so die Deformierung des festen Skeletts herbeiführt, ihren Ursprung; die letzterem angehörenden Fibrillen geben der Bewegung nur die Richtung, gestalten sie zu einer geordneten um. Eine feste Faser kann nicht die Fähigkeit der aktiven Kontraktion haben, das heisst dieselbe ist nicht imstande, sich durch Verdickung des mittleren Abschnittes zu verkürzen, um später wieder zu der ursprünglichen Form zurückzukehren. Hierzu muss dieselbe eine kompliziertere Struktur aufweisen, muss sich aus festen und flüssigen Bestandteilen zusammensetzen, so wie wir es für die glatte Muskelzelle geschildert haben. Wenn auch die sogenannten „kontraktilen Fibrillen" sich in den meisten Fällen in Wirklichkeit nicht als kontraktil, sondern als fest, dehnbar und strukturlos erweisen, so kommen doch in vereinzelten Fällen in der Zelle auch wirklich kontraktile Fibrillen vor, deren Struktur dann derjenigen der glatten Muskelfasern entspricht. In erster Linie sind dies die sogenannten Myoneme oder Myophane der Infusorien.

Besitzt der Körper der Infusorien die Fähigkeit, sich zu biegen oder sich auf bestimmte Weise zusammenzufalten, so liegen dem in der Mehrzahl der Fälle dieselben metabolischen Bewegungen, wie wir sie bei Euglena beobachteten, zu Grunde: innerhalb des aus formativen Fäden bestehenden Skeletts bewegt sich der Protoplasmakörper der Infusorien in dem Maße und in der Weise, welche das Skelett zulässt. Möglicherweise hat das Vorhandensein von Skelettfasern auch eine gewisse Differenzierung der Oberfläche des flüssigen Protoplasmas zur Folge: so erscheint das Protoplasma längs den Fasern beweglicher und die feste

Skelettfaser differenziert sich auf diese Weise im Verein mit dem angrenzenden, besonders beweglichen Protoplasma in der Tat zu einem besonderen, kontraktilen Organoid. welches die Fähigkeit erlangen kann, sich unabhängig von der Kontraktion des gesamten Protoplasmakörpers zu kontrahieren. In den gut ausgebildeten Myophanen von Stentor ist die Struktur eine noch kompliziertere, dieselben werden nicht selten als quergestreift beschrieben, und in der Tat fällt es nicht schwer, bei einer guten Vergrösserung hier das Vorhandensein von abwechselnd dunkleren und helleren Zwischenräumen festzustellen. Jeder, der Gelegenheit hatte, mit starken Vergrösserungen zu arbeiten, weiss, wie schwer es manchmal ist, eine Querstreifung von einer Spirale zu unterscheiden: in neuester Zeit glaubte Münch behaupten zu dürfen, dass die sogenannte Querstreifung der Muskelzelle, welche von einer ganzen Reihe hervorragender Histologen des Genauesten beschrieben worden ist, in Wirklichkeit nur der scheinbare Ausdruck einer Spiralstruktur ist.[1]) In Anbetracht dieses muss man bei Erklärung solcher zweifelhafter Strukturen besonders vorsichtig vorgehen. Bei Betrachtung von Stentor mit Ap. Zeiss 2 mm, Ap. 1,40 sah ich um die Myophane einen, wie mir schien, ganz deutlichen Spiralfaden, dessen Windungen sich bei Kontraktion der Myophane einander näherten und bei Erschlaffung desselben wieder auseinandergingen. Wenn wir annehmen, dass wir es hier in der Tat mit einer festen Spirale zu tun haben, welche ein flüssiges, amöboider Bewegungen fähiges Protoplasmasäulchen umgibt, und dass sich der Normalzustand der Spirale dem des erschlafften ruhenden Myophans nähert, so wird uns die Wirkung dieses Mechanismus verständlich. welcher in Miniatur den Mechanismus der Muskelfaser wiedergibt.

Interessant ist der Bau des kontraktilen Stieles der Vorticellinae, welcher besonders eingehend von Geza Entz d. älter. (l. c.) untersucht worden ist. Der Stiel ist in eine zylindrische Kutikularmembran mit zwei oberflächlichen Faserschichten, welche dieselbe befestigen, eingehüllt. Innerhalb derselben verlaufen zwei Fasern: eine dünnere glänzende, das Spasmonem. und eine dickere Protoplasmafaser, das Axonem; letztere wird von einem feinen Spiralfaden, dem Spironem umgeben. Dieses sind die Tatsachen: wir wollen nun versuchen, eine Erklärung derselben zu finden. Hierzu muss

[1]) In einer der weiteren Studien will ich beweisen, dass in dieser Behauptung Münch — wenigstens was bestimmte Objecte anbetrifft — wirklich Recht hat.

in erster Linie die Frage gelöst werden, welche der beschriebenen Bestandteile als flüssig, und welche als fest zu betrachten sind und welches der „natürliche Zustand“ der festen Teile ist.

Die Kutikula ist augenscheinlich fest; wenn der Stiel einer toten Vorticelline in Fäulnis gerät, so bleibt sie am längsten erhalten und verwandelt sich in einen hohlen geraden Zylinder, dies ist folglich auch ihr natürlicher Zustand. Die Kutikula ist sehr fein und augenscheinlich nicht imstande, nach einer Deformation eine irgendwie bedeutende Menge an elastischer Energie zu entwickeln; ihr Zweck besteht, wie mir scheint, nur darin, dass sie die übrigen Teile zusammenhält.

Das Spasmonem hat dem Aussehen nach den Charakter einer Elastinfaser; zweifellos ist dasselbe eine feste, eine ganz bestimmte Form aufweisende Faser; im Durchschnitt ist dasselbe nicht rund, sondern halbmondförmig. Bei der Kontraktion des Stieles ist das Spasmonem zu einer Spirale zusammengewunden, beim Ausstrecken zieht es sich wieder aus. Welche dieser beiden Formen entspricht nun dem natürlichen Zustande? Die Vorticellinen sterben mit zur Spirale gekrümmtem Stiel und letzterer streckt sich nur dann aus, wenn der Fäulnisprozess das Spasmonem ergriffen hat, folglich ist als „natürlicher“ Zustand des Spasmonems die zammengewundene Spirale zu betrachten; es benötigt einer gewissen Kraftanstrengung, um diese Spirale auszustrecken. Da das Spasmonem im Verhältnis zur Dicke des Stieles sehr dick ist, so entwickelt sie augenscheinlich bei Veränderung der Form eine bedeutende Menge an elastischer Energie. Wenn diese Energie frei wird, so erweist sich dieselbe als genügend, um den Stiel augenblicklich zu einer Spirale zu krümmen, und den Kopf an dessen Basis heranzuziehen. Nach dem Tode führt nicht das Absterben des lebenden Protoplasmas, sondern das Faulen und die Vernichtung der Spasmoneme das Ausstrecken des Stieles herbei. Im Leben bedarf es zum Ausstrecken des Stieles und der Deformation der Spasmoneme einer gewissen Energie, welche nur das lebende flüssige Protoplasma, augenscheinlich des Axonems, des letzten Elementes des Stieles aufzubringen imstande ist. Mir scheint, dass das Axonem eine Protoplasmamasse darstellt, welche einem festen dünnen Spironem ihre zylindrische Form verdankt. Entz beschreibt in dem Axonem eine Reihe von kugel-

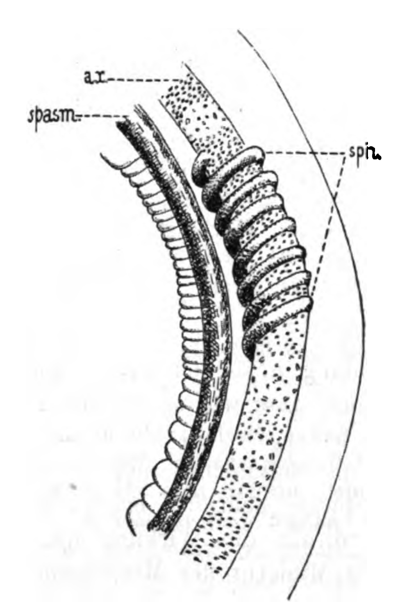


Fig. 35. Der Stiel von Vorticella nach Entz. ax. = Axonem; spasm. = Spasmonem: spir. = Spironem.

förmigen, ihre ganze Breite einnehmenden Einschlüssen; es wäre natürlich hierin der Zerfall des flüssigen Protoplasmas in Tropfen zu sehen, ebenso wie eine von einer Drahtspirale zusammengehaltene Wassersäule in Tropfen zerfällt. Der Ruhezustand des Axonems tritt augenscheinlich bei eingezogenem Stiele ein, wenn auch ihre Oberfläche am geringsten ist. Dank der entwickelten Energie kann sich das Protoplasma des Axonems innerhalb ihrer Spirale ausstrecken, wie sich eine Amöbe ausstreckt; bei diesem Ausstrecken überwindet sie die Elastizität der Spasmonem, wodurch der Stiel ausgestreckt wird. Solange der Stiel ausgestreckt bleibt, muss das Axonem die Energie entwickeln, welche zur Überwindung der Elastizität des Spasmonem nötig ist, d. h. sie muss im Zustande des Tetanus verharren. Hört die Entwicklung der Energie von seiten des Axonems auf, so schnellt der Stiel augenblicklich zusammen und krümmt sich zur Spirale.

Vom biologischen Standpunkte mag es scheinen, als wenn eine solche Arbeitseinteilung im Stiele unvorteilhaft sei. Hier findet das entgegengesetzte von dem statt, was wir in den Muskelzellen beobachteten, wo die gestreckte Gestalt dem Ruhezustande die kontrahierte der Arbeit entsprach. Doch entspricht in unserem Falle dem Arbeitsstadium auch biologisch die ausgestreckte Gestalt des Stieles. Im ausgestreckten Zustande fangen die Flimmerhaare an zu arbeiten und das Tier nährt sich; lange Zeit kann die Vorticelline nicht in diesem Zustande verweilen, ebenso wie der Muskel nicht längere Zeit den Tetanus auszuhalten vermag; wenn das Protoplasma des Axonema ermüdet ist, krümmt sich der Stiel zusammen und ruht sich bei minimaler Oberfläche aus.

Ich habe hier den Mechanismus der geordneten Bewegung bei den Vorticellinen beschrieben, wie er sich auf Grund der von Entz geschilderten Fakten darstellt. Entz selbst gibt diesen Fakten eine andere Erklärung. Er besteht allerdings darauf, dass das Spasmonem ein elastisches, keinenfalls aber kontraktiles Gebilde darstelle. Ebenso ist Entz der Ansicht, dass sich das Zusammenwinden des Stieles durch die Elastizität dieser Faser erklären lasse. Die Hauptrolle im Ausstreckungsprozess schreibt er jedoch der Elastizität der Kutikularmembran des Stieles zu, welche sich während des Zwangszustandes des Spasmonems in ihrem natürlichen befinde und umgekehrt. Es genügt, die Wirkung des elastischen Spasmonems „auszuschalten", um den Stiel emporschnellen zu lassen; wird aber die Wirkung der Membran „ausgeschaltet", so windet sich der Stiel zusammen. Entz ist der Ansicht, dass es ihm auch gelungen sei, die Art und Weise, auf welche die Wirkung der Elastizität des Spasmonems und der Membran „ausgeschaltet" wird, zu entdecken; und zwar glaubt er diese Ausschalter in überaus feinen „kontraktilen Myonemen" der Membran und des Spasmonems zu sehen. „Diese feinen Myoneme sind jedenfalls viel zu schwach, als dass sie den Stiel allein kontrahieren und strecken könnten, aber von genügender Stärke, um die eine oder die andere der entgegenstrebenden elastischen Spannungen gewissermaßen auszuschalten, worauf sich dann gänzlich die Elastizität der Pellicula respektive des Spasmonems geltend machen kann" (p. 39—40). Abgesehen davon, dass die aktive Kontraktilität des Spironem und der oberfläch-

lichen, nach demselben Typus, wie die Spasmoneme konstruierten Myoneme mir völlig unbewiesen und unwahrscheinlich erscheint, halte ich den ganzen Mechanismus, wie Entz ihn sich vorstellt, für gänzlich unmöglich. Ich kann mir nicht vorstellen, wie die eine oder andere Elastizitätsspannung „ausgeschaltet" werden kann. Die Elastizität der Membran verringert nur das Maximum der möglichen Kontraktion des Spasmonem und beim Ausdehnen des Spasmonema wirkt sie nicht nur nicht fördernd, sondern geradezu hindernd, da sie sich umsomehr verringert, je mehr sich die Membran ihrem natürlichen Zustande nähert. Die Arbeitsenergie muss ausserhalb der festen Teile des Mechanismus entwickelt werden, jedenfalls aber nicht in „schwachen feinen Myonemen". Ich sehe die Quelle dieser, eine bedeutende Wirkungskraft erreichenden Energie in dem Protoplasma des Axonem; Entz ist dagegen der Ansicht, dass das Axonem keinerlei Anteil weder an der Kontraktion, noch am Ausstrecken des Stieles nehme, sondern hält dasselbe aus irgend einem Grunde für ein „Nervencentrum"! Einen solchen Anhänger findet selbst in diesem Forscher, welcher sich ein so grosses Verdienst um die Erklärung der eigentlichen Bedeutung der elastischen Fasern bei den Vorticellinen erworben hat, die frühere Anschauung, dass die Kontraktilität nur in den Fasern zu suchen sei!

Nachdem wir nun einen Überblick über einige innere Bewegungsorganoide der Zellen gewonnen haben, wollen wir nun zu den äusseren Organoiden übergehen, als deren vollkommenste Vertreter wohl die Flimmer- und Geisselhaare zu betrachten sind. Vom vergleichend-morphologischen Standpunkte werden diese Organoide gewöhnlich von den Amöbenpseudopodien hergeleitet. Die echten Amöbenpseudopodien zeichnen sich, wie wir wissen, durch ihre Formlosigkeit und Unbeständigkeit aus; doch kennen wir auch formbeständige Pseudopodien, so bei den Heliozoa. Diese Pseudopodien sind natürlich mit einem Skelett in Form einer festen Achsenfaser versehen. Das Protoplasma bewegt sich längs dieser Fäden vor- und rückwärts, doch verkürzen können sich diese Protoplasmafortsätze augenscheinlich nur nach Zerstörung, Verflüssigung des Skeletts. Doch sind uns auch kontraktilere formbeständige, und in erster Linie die spiraligen Pseudopodien einer ziemlich seltenen Amöbenart: Podostoma filigerum Clap. & Lachem. bekannt. Bei Betrachtung solcher spiraliger Pseudopodien gelangte ich zur Überzeugung, dass dieselben ihre Form spiraligen Skelettfäden verdanken, genau so, wie wir es an den entsprechenden Fortsätzen bei Maja oder Dromia beobachten konnten. Die so konstruierten Pseudopodien sind beständig und die Bewegungen derselben werden durch einen festen Mechanismus bestimmt.

Ein interessantes Beispiel einer eigentümlichen geordneten Bewegung finden wir in den Saugröhrchen der Suktorien. Wir haben es hier in der Tat mit Röhrchen, welche einen centralen Kanal aufweisen, zu tun; dieselben können bis zu einer gewissen Grenze verkürzt werden, um später wieder bis zur früheren Grösse ausgestreckt zu werden. Das Vorhandensein eines festen Skeletts bei diesen Organoiden unterliegt keinem Zweifel und ist der Bau dieses Skeletts leicht der Untersuchung zugänglich. Auf der aus Hertwigs[1]) Arbeit entlehnten Fig. 36 können wir eine in der Röhrenwandung eingeschlossene Spirale bemerken, welche im verkürzten Röhrchen zusammengedrückt, in der ausgestreckten mehr ausgezogen erscheint. Wenn wir voraussetzen, diese Spirale sei fest und formativ, und weiter annehmen, dass die innere und äussere Wandung des Röhrchens von einer, möglicherweise dehnbaren, festen Kutikula ausgekleidet wird (was jedoch keineswegs notwendig ist), wobei die Zwischenräume zwischen sämtlichen Skelettelementen durch kontraktiles Protoplasma ausgefüllt werden, so wird es uns klar werden, dass die ungeordnete amöboide Kontraktion dieses Protoplasmas die komplizierte geordnete Bewegung des Röhrchens zur Folge haben kann.

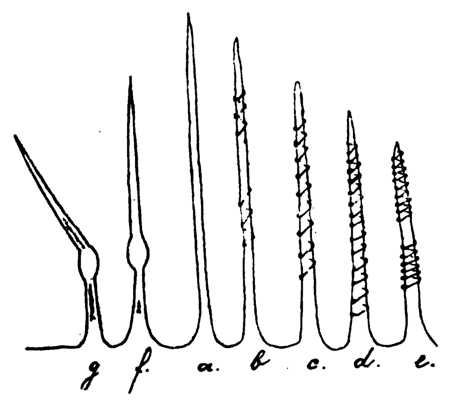


Fig. 36. Saugröhrchen von Podophrya nach R. Hertwig. a—e = allmähliche Verkürzung von Einrollung der Spirale begleitet; f—g = Verkürzung ohne Einrollung und wahrscheinlich mit teilweiser Zerstörung der Spirale.

Den Mechanismus der Wimpern des Flimmerepithels zu erklären, ist umso schwerer, als dieselben zu fein sind und ihr Skelett dem Studium nur schwer zugänglich ist. Dass aber jedes Flimmerhaar von so bestimmter Form ein eigenes festes Skelett besitzt, lässt sich natürlich nicht bezweifeln. Wir können den einfachsten Fall annehmen, dass das Skelett eines jeden Flimmerhaares aus einem festen Faden besteht, welcher von dem

[1]) R. Hertwig 1876, Morph. Jahrbuch.

ihm anhaftenden flüssigen Protoplasma umgeben ist. Von der Anteilnahme letzterer überzeugte mich folgende Beobachtung. An der Oberfläche des Mantels und der Körperwandung von Cleodora und Hyalea liegen sehr schöne Flimmerzellen zerstreut, welche aus einer dünnen Platte mit nur einer Reihe ausserordentlich grosser Flimmerhaare bestehen. Diese Flimmerhaare schlagen stets in einer, der Anhaftungslinie senkrechten Ebene, doch in verschiedenen Zellen auf verschiedene Weise, bald alle gleichzeitig, bald eins nach dem andern, bald biegt sich gleichzeitig ein Teil der Flimmerhaare in die eine, der andere in die andere Seite. Häufig lässt es sich hierbei beobachten, dass zwei, drei oder mehr Flimmerhaare zusammenkleben und so mehr oder weniger breite Plättchen bilden, welche nun als solche ihre Schwingungen ausführen; es kommt sogar vor, dass die ganze Reihe Flimmerhaare zu einer Platte zusammenkleben (wie bei den Ctenophoren). Hieraus kann man schliessen, dass die Skelettfäden der Flimmerhaare von einer flüssigen Protoplasmamembran umgeben werden, wobei die flüssige Membran zweier Nachbarzellen zusammenfliessen kann.

An demselben Objekt lässt sich noch eine wichtige Tatsache feststellen: ein jedes Flimmerhaar bietet im Durchschnitt nicht eine runde, sondern eine abgeflachte Figur; folglich stellt jeder Skelettachsenfaden eines Flimmerhaares nicht einen Zylinder, sondern eine schmale Platte mit gut ausgeprägter flacher rechter und linker Seite dar. Eine solche Struktur des Skeletts bestimmt noch strenger den Bewegungsmodus. Ein an einem Ende befestigter zylindrischer Faden wird sich nach allen Seiten hin gleich bewegen, dagegen wird eine ebensolche feste und schmale Platte nur in einer zu ihrer Oberfläche senkrechten Richtung vibrieren; und zwar hat dies für eine jede Richtung des ursprünglichen Stosses, folglich für den ungeordneten Stoss, Gültigkeit. In unserer Flimmerzelle ist jedoch auch der Stoss, wenigstens in einem gewissen Grade, dank der Skelettform, ein geordneter. Wenn wir voraussetzen, dass auch hier die Oberflächerenergie sich als wirkende Kraft betätigt, so können wir annehmen, dass sich das Protoplasma der rechten und linken Seite des Skelettfadens nicht gleichzeitig, sondern abwechselnd kontrahiert: erst zieht sich die Oberfläche des flüssigen Protoplasmas der linken Seite zusammen und der ganze Faden beugt

sich nach links; dann wiederholt sich derselbe Vorgang an der rechten Seite. Man kann selbst eine gewisse Unregelmässigkeit im Rhythmus der Stösse zulassen: die Schwingungen des Fadens hängen in bedeutendem Maße von der Gestalt und Elastizität des Skelettfadens ab und die Unregelmässigkeiten der Stösse werden durch den Mechanismus ausgeglichen werden.

Bis jetzt haben wir die Struktur sowohl der Basis der Flimmerhaare, als auch der des Körpers der Flimmerzelle völlig ausser Acht gelassen. An der Basis eines jeden Flimmerhaares, oder genauer eines jeden Skelettfadens der Flimmerhaare sitzen in gewisser Entfernung voneinander ein oder zwei Basalkörperchen. In manchen Zellen haben dieselben nicht die Form von Körnern, sondern von Stäbchen; augenscheinlich muss man dieselben dem festen Skelett zurechnen. Innerhalb der Zelle machen sich häufig Fäden bemerkbar, welche an der Basis eines jeden Flimmerhaares ihren Anfang nehmen, um sich dann häufig zu einem, zum Kerne hin oder längs dem inneren Ende der Zelle verlaufenden Bündel zu vereinigen. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind auch diese Fäden als fest zu betrachten. Auf diese Weise erhalten wir einen gemeinsamen, ausserordentlich komplizierten Mechanismus, und es wird uns so verständlich, dass die Flimmerhaare meist nicht durcheinander, sondern in streng gesetzmässiger Reihenfolge ihre Schwingungen ausführen. Doch will ich nicht weiter versuchen, eine spezielle Erklärung der einzelnen Teile dieses Mechanismus zu geben: beim gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse sind hier nur wenig begründete Hypothesen möglich.

Die Bewegung der Flimmerhaare ist meistens nur eine schlagende, wenn man auch bei den langsamen Schwingungen der langen Flimmerhaare der oben erwähnten Flimmerzellen bei den Pteropoda bemerken kann, dass hier ausserdem längs der Flimmerhaare noch eine wellenartige Bewegung stattfindet. Die Bewegung der Geisselhaare ist eine noch kompliziertere; es lassen sich verschiedene Typen dieser Bewegung unterscheiden. Doch kann meistens ein und dasselbe Geisselhaar verschiedene Arten von Schwingungen ausführen. Wenn wir nur die Geisseln der Spermien ins Auge fassen, so werden wir kaum in einen bedeutenden Irrtum verfallen, wenn wir annehmen, dass für das Spermium einer jeden Tier- und Pflanzenart seine ihm eigentümliche Geisselbewegung bezeichnend ist. Eine nicht weniger

grosse Mannigfaltigkeit lässt sich auch im Bau des Spermiumskeletts konstatieren, was ja auch verständlich ist, da ja in der Mannigfaltigkeit der festen Mechanismen gerade der Grund der Verschiedenartigkeit der Bewegungen zu suchen ist. In keiner anderen Art von Zellen offenbart uns das Mikroskop einen solchen Reichtum an formativen Gebilden, wie gerade in den Spermien.

Zuerst will ich einige Worte über den Kopf, welcher an der Bewegung ebenfalls teilnimmt, vorausschicken. Der Kopf hat in den meisten Fällen eine gestreckte Gestalt, welche bisweilen einen bedeutend komplizierten, spiraligen Bau aufweist. Hier muss zweifellos ein gut entwickeltes Skelett vorhanden sein, doch ist dasselbe bis jetzt nur in ganz vereinzelten Fällen entdeckt worden, was meiner Meinung nach seinen Grund darin hat, dass es nach wenig geeigneten Methoden gesucht worden ist. Bei den Selachiern jedoch ist ein Vorhandensein desselben, dank den vorzüglichen Untersuchungen Retzius,[1]) völlig ausser Zweifel gestellt. Das Skelett ist hier in Form eines ebensolchen Spiralfadens vorhanden, wie der, welcher auch im Pagurusspermium die Form des Kopfes bestimmt. Die Form des Spermiumkopfes ist so eigentümlich und passt so wenig in die Vorstellung vom flüssigen Aggregatzustande des Protoplasmas hinein, dass viele Autoren bei Behandlung der Spermiogenese sich dahin aussprechen, dass der Kern, oder genauer das Chromatin im Laufe der Entwicklung fest wird. In den Fällen, wo das Vorhandensein formativer Fasern um den Kern herum festgestellt ist, ist mehr Wahrscheinlichkeit für die Annahme vorhanden, dass der Inhalt des Kernes flüssig bleibt, sich das Chromatin also im Chromosolstadium befindet. Das Kopfskelett — der Spiralfaden — lässt den geordneten Bewegungen einen weiten Spielraum; doch besitzt nicht jeder Flüssigkeitstropfen die Fähigkeit der amöboiden Bewegung und es ist daher nicht zu verwundern, dass die Bewegungen des Kopfes sehr beschränkt erscheinen oder gar nicht stattfinden, ebenso wie dies bei den Decapodenspermien der Fall ist.

[1]) Retzius, Biologische Untersuchungen 1903.

Diese Arbeit gelangte erst nach Veröffentlichung meiner vorläufigen Mitteilung (Biolog. Centr. 1903) in meine Hände und ich war verwundert über die staunenswerte Übereinstimmung der Retziusschen Abbildungen mit meinen Zeichnungen des Skeletts der Eupagurusspermien. Dem Bau des Kopfes bei flagellatenförmigen Spermien widme ich die II. „Studie über die Gestalt der Zelle“.

Der Hals des Spermiums ist meistens sehr kurz. Abgesehen davon, dass sich hier der im Befruchtungsprozess eine Rolle spielende Centralkörper befindet, sind uns über die Funktionen desselben zwei interessante Tatsachen bekannt. Die hintere Grenze des Halses wird durch den vorderen Teil des distalen Centralkörpers gebildet, welcher häufig (bei Salamandra und anderen Amphibien) die Gestalt eines zweifellos festen Ringes annimmt. Dieser Ring bestimmt nicht nur die Form der Halses, sondern bezeichnet auch die Stelle des kleinsten Widerstandes, an welcher sich der Schwanz, nach Eindringen des Kopfes in das Ei, loslöst. In einigen Fällen ist es gelungen, auch andere Elemente im Halse zu entdecken, welche als zum Skelett gehörig angesehen werden können: so beschreibt Meves beim Meerschweinchen im Halse einen komplizierten Apparat von Fäden zwischen einer Reihe von streng regelmässig angeordneten Körnern — den Derivaten des Centralkörper. Die regelmässige und beständige Anordnung der Körner legt Zeugnis dafür ab, dass wir es hier mit einem aus festen und wahrscheinlich dehnbaren Fäden bestehenden Apparat zu tun haben. Der Hals übermittelt die Bewegungen des Schwanzes dem Kopfe; ganz natürlich, dass sich im einen oder anderen Falle zur Übermittelung dieser Bewegung ein besonderer komplizierter Mechanismus bildet.

Den komplizierten Mechanismus bemerken wir auch in dem Hauptfortbewegungsorgan, dem Schwanze. Wir besitzen die wichtigen Beweise dafür, dass sowohl der Achsenfaden, als auch sämtliche übrigen Fäden aus festem Stoff bestehen. Nach Mac-Gregor hat der Achsenfaden bei Amphiuma eine sehr eigentümliche Gestalt, die einer ausgehöhlten Rinne, im Durchschnitt eine halbmondförmige (Textfig. 3, l—p). Der Nebenfaden erscheint zylindrisch, oder genauer kegelförmig, da derselbe, ähnlich dem Achsenfaden, sich zum distalen Ende hin allmählich verjüngt. An einem gewissen Punkt des Spermiums kreuzen sich beide Fäden. Die Fäden sind in ihrer ganzen Länge untereinander durch eine Membran verbunden, welche augenscheinlich nicht nur durch eine flüssige, zwischen zwei festen Fasern ausgespannte Protoplasmamembran repräsentiert, sondern mit einem besonderen, festen Skelett versehen ist; dafür spricht erstens der Umstand, dass die Membran frei über die Längs-

skelettfäden hinausragt, zweitens aber, dass diese Fäden ihrer ganzen Länge nach in ganz bestimmtem Abstande voneinander laufen und am Kreuzungspunkte zusammengehalten werden können.

Als von den Flimmerhaaren die Rede war, haben wir uns davon überzeugen können, dass schon eine zu einer schmalen Platte abgeflachte Faser einen, den Schwingungsmodus des Flimmerhaares genau bestimmenden Mechanismus darstellen kann. Natürlich ist der Mechanismus welchen wir im Amphiuma-spermium feststellen können, ein bedeutend komplizierterer zu nennen und bestimmt derselbe genau den Modus einer bedeutend komplizierteren Vibration, als dies beim gewöhnlichen Flimmerhaare der Fall ist. Die Ursache der Bewegung liegt wahrscheinlich auch hier in dem flüssigen, kontraktilen Protoplasma, welches zweifellos sämtliche Skelettteile umgibt; ursprünglich ist diese Bewegung wahrscheinlich eine ebenso ungeordnete, wie die der Amöbe, und für unsere Zwecke ist es völlig überflüssig, irgend Hypothesen aufzustellen, wo und auf welche Weise diese ungeordnete Bewegung ihren Ursprung hat.

In anderen Fällen können sämtliche festen Fasern im Durchschnitt eine runde Gestalt haben, doch unterscheiden sie sich sowohl durch ihre Dicke, als auch durch ihre Elastizität und Dehnbarkeit, hauptsächlich aber durch ihre Kombination, schroff voneinander. Eine jede Faser wird häufig von einem ganzen Bündel feinerer Fibrillen gebildet. Bei Salamandra u. a. ist der „Randfaden“ länger als der „Achsenfaden“, wodurch eine wellige, faltige Form der Schwanzmembran bedingt wird. Interessant ist die Schilderung des Kontraktionsprozesses bei Ballowitz. Aus dieser Beschreibung folgt natürlich noch nicht, dass die einen Fasern, welche sich gleich anfangs kontrahieren, als „aktiv kontraktil“, die anderen dagegen, die ihre Form erst bei energischeren Bewegungen verändern, als „passiv kontraktil“ angesehen werden müssen. Aktiv kontrahiert sich bei der Bewegung der Spermien überhaupt nur das flüssige Protoplasma, die festen Skelettfäden verändern ihre Gestalt dagegen erst dann, wenn das flüssige Protoplasma eine gewisse Arbeitskraft hierzu aufgewandt hat. Dabei kontrahieren sich die weniger elastischen[1]

[1]) Die Bestimmung der Elastizität vergl. § 1 des zweiten Kapitels.

dünneren Fasern schon bei leichten Bewegungen, die dickeren, einen höheren Grad von Elastizität zeigenden Fasern, nur bei energischen Bewegungen. Wir können in Gedanken natürlich die eine oder andere Gruppe von Fasern mit dem sie umgebenden Protoplasma herausgreifen und dieselbe als den Myophanen bei Stentor entsprechendes kontraktiles Organoid bezeichnen, doch wird eine solche Absonderung keine weitere Bedeutung haben.

Ausser den Längsfäden nehmen am Aufbau des Schwanzmechanismus des Spermiums auch Spiralfäden Anteil, welche besonders für das „Zwischenstück“ bezeichnend sind. Diese Spirale verleiht dem Zwischenstück eine zylindrische Gestalt, und wenn wir annehmen, dass dieselbe mit kontraktilem Protoplasma ausgefüllt ist, so reguliert sie auch die Kontraktion des letzteren. Sehr möglich, dass gerade dieses in eine feste Spirale eingehüllte Zwischenstück des Schwanzes die Hauptrolle in der Vorwärtsbewegung des Spermiums spielt. Bei der amöboiden Bewegung des Protoplasmazylinders findet nicht nur ein Verkürzen und Verlängern der Spirale statt, sondern gleichzeitig verändert sich auch die Zahl der Windungen: bei der Verlängerung windet sich die Spirale auf, bei der Verkürzung umgekehrt. Der mechanische Effekt einer solchen Bewegung ist verständlich: beim Auseinanderwinden der Spirale dreht sich entweder das ganze Spermium, oder möglicherweise nur der Schwanz oder der Kopf desselben um die Längsachse in die eine Seite, beim Zusammenwinden dagegen in die andere. Möglicherweise ist der Mechanismus solcher Art konstruiert, dass beim Auseinanderwinden der Spirale nur der Schwanz in drehende Bewegung versetzt wird, beim Zusammenwinden dagegen nur der Kopf — oder umgekehrt. Die Gestalt des Kopfes wird häufig mit der einer Dampferschraube verglichen; in anderen Fällen erscheint der Schwanz schraubenförmig, wogegen der Kopf zylindrische Gestalt aufweist. Es ist nur natürlich, wenn das Zusammen- und Auseinanderwinden der Spirale in diesem Falle die Vorwärtsbewegung des Spermiums zur Folge hat Auf diese Weise gleicht das Spermium völlig einer Dampferschraube: die Arbeitskraft wird von der Oberflächenenergie des kontraktilen, flüssigen Protoplasmas geliefert und die ungeordnete Bewegung desselben wird dank dem Vorhandensein eines festen Mechanismus — der sich zusammenwindenden Spirale und dem

schraubenförmigen Skelett des Kopfes oder des Schwanzes — zu einer komplizierten, geordneten umgestaltet.

Eine wichtige Bedeutung hat auch die gewöhnliche Einteilung des Schwanzes der Länge nach in drei Abschnitte. Die hintere Grenze des vorderen Abschnittes (des sog. Zwischenstückes) bildet der vordere Teil des distalen Centralkörpers (der Ring); das Hauptstück des Schwanzes wird vom Endstück durch die hintere Grenze der (wellenförmigen) Membran geschieden. Diese Grenzen, insbesondere die erstere, haben augenscheinlich eine bestimmende Bedeutung als Knotenpunkte für die wellenförmigen Schwingungen des Schwanzes, d. h. also für die Länge der Wellen.

Mir scheint, es wäre eine sehr dankbare Aufgabe, sowohl den Bau des Skeletts des einen oder anderen Spermiums, als auch dessen Bewegungsmodus eingehend zu studieren die Längenmaße der Wellen und einzelnen Abschnitte des Schwanzes miteinander zu vergleichen und überhaupt die funktionelle Bedeutung eines jeden Teiles dieses komplizierten Mechanismus bis in die Details zu verfolgen; mir scheint, man könnte dieser Aufgabe selbst bei unseren heutigen Untersuchungsmethoden gerecht werden.

Wir wollen jetzt noch einen bestimmten Bewegungsmodus der Karyokinese analysieren. Diese Bewegung unterscheidet sich scharf von sämtlichen übrigen geordneten Bewegungen, die wir oben erwähnten. Bis jetzt hatten wir es mit solchen Mechanismen zu tun, welche, einmal aus dem Gleichgewicht gebracht, zu ihrem früheren Stadium zurückkehrten, und dieses letztere erwies sich dann als der „natürliche“ Zustand des festen Körpers. Im Prozess der Karyokinese bemerken wir ebenfalls eine Anzahl in bestimmter Reihenfolge aufeinanderfolgender Formveränderungen; doch beginnen dieselben mit einem Gleichgewichtsstadium und endigen mit einem völlig anderen. Folglich haben wir es hier nicht mit einer solchen Formbeständigkeit zu tun, wie die, welche für den festen Mechanismus überhaupt bezeichnend ist und die wir in allen oben beschriebenen geordneten Bewegungen bemerken konnten. Hier haben wir einen Entwicklungsprozess, den Prozess des Aufbaues neuer Mechanismen, resp. den Umbau

alter vor uns. Theoretisch können wir uns gleich gut vorstellen, entweder dass dieser Prozess ausschliesslich im flüssigen Medium verläuft, oder dass auch die festen Elemente an demselben teilnehmen, wobei letztere ihren „natürlichen Zustand“ so verändern, dass ihre Elastizität entweder zeitweise geschwächt wird, $= 0$ wird (Verflüssigung), oder sich ebenfalls zeitweise aus einer vollkommenen in eine unvollkommene verwandelt (wie im Wachs).

Man könnte annehmen, dass die achromatische Spindelfigur sich ohne Mitwirkung fester Skelettteile in der Flüssigkeit bilde und nur der Ausdruck von in bestimmter Richtung orientierter Strömungen des möglicherweise alveolar gebauten Protoplasmas sei. Dass dieses in der Tat nicht unmöglich ist, beweisen die interessanten Experimente Bütschlis, welcher Strahlen- und Spindelfiguren in flüssigen, schaumigen Tropfen dadurch erzielte, dass er in dieselben die einen oder anderen Anziehungscentren, wie Luftbläschen einführte. Hierbei erweist sich die faserige Struktur der Spindel nur als scheinbar; die Rolle der Fasern spielen in diesem Falle in Wirklichkeit nur eine Reihe von Waben. Doch erweist sich bei dem beweglichen Gleichgewichtszustand, auf welchen wir hier stossen, die Wabenstruktur des flüssigen Stoffes nicht als einzige Möglichkeit: möglich sind auch wirkliche Fäden, d. h. Strömungen, Flüssigkeitsstrahlen, welche so lange ihre Form bewahren, als im Kraftfeld eine beständige Differenz der Potentiale zwischen dem Ausgangs- und Endpunkt des Strahles aufrecht erhalten wird.

Sehr wahrscheinlich, dass im einfachsten Falle der Karyokineseprozess wirklich ohne Anteilnahme eines festen Mechanismus stattfindet; doch scheint mir, dass in komplizierten Fällen der Mitose sich doch vorübergehend feste Strukturen bilden, dank welcher erst eine kompliziertere Differenzierung dieses Prozesses möglich wird. Wenn eine Colloidlösung — ein Sol —, in welcher eine spindelförmige Strahlung entsteht, sich in Gel mit vorwiegenden Flüssigkeitsmerkmalen verwandelt, so kann sich der Prozess in ursprünglicher Richtung, wenn auch langsamer fortsetzen und besonders in dem einen oder anderen Stadium aufgehalten werden. Das Gelskelett kann in beliebiger Gestalt ausfallen: so können z. B. die Wabenwandungen fest werden oder sich an den Berührungskanten der Wabenreihen feste Fasern bilden. Dank der Entstehung eines festen Skeletts kann

das Kraftfeld um ein bedeutendes komplizierter werden: in dem einen oder anderen bestimmten Punkte des Skeletts können neue Kraftcentren entstehen, welche schwerlich imstande wären, eine so bestimmte Anordnnng in der flüssigen Spindel aufrecht zu erhalten. Die Fasern können ebenso als einfachste Mechanismen, als Hebel zur Fortbewegung von Lasten oder aber als Schienen. welche streng die Richtung der gleitenden Chromosomen bestimmen etc. wirken.

Ich würde nicht so genau auf diese Erwägungen über die möglichen Funktionen der festen Strukturen eingehen, wenn ich nicht einige Ursache hätte, anzunehmen, dass in manchen Fällen der Karyokinese die festen Strukturen wirklich eine Rolle spielen. Hier muss ich in erster Linie auf allgemein bekannte morphologische Fakten hinweisen. Bei Beobachtung der mitotischen Teilung in den Zellen der Genitaldrüsen bei Salamandra fällt es sehr schwer, die gewundenen, in verschiedener Richtung auseinanderlaufenden und verwickelten Fäden der Spindel als den Anziehungscentren zustrebende flüssige Protoplasmaströmung oder als Kanten zwischen den Wabenreihen anzuerkennen (vergl. besonders Meves).

Bei der Untersuchung in Seewasser zerzupfter Präparate des Testikels der Decapoden hatte ich häufig Gelegenheit, in der Teilung begriffene Zellen zu beobachten. Beim Zerzupfen erleiden die Zellen natürlich mechanische Stösse, die Hauptsache aber ist, dass sie voneinander losgerissen werden. also nun frei sind; während in der Drüse eine jede Zelle unter dem Einflusse des Druckes der Nachbarzellen steht, wird hier dieser Druck aufgehoben. Die ruhenden Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden (in verschiedenen Stadien) nehmen hierbei alle die kugelige Gestalt flüssiger Tropfen an, die in karyokinetischer Teilung begriffenen Zellen dagegen zeichnen sich durch ihre eckige Form aus. Nur bei genügender Verdünnung des Seewassers lässt sich die kugelige Gestalt dieser Zellen ebenso wie der erwachsenen oder der sich entwickelnden Spermien erzielen; so weisen sich diese in der mitotischen Teilung begriffenen Zellen als den mit einem festen Skelett versehenen Zellen ähnlich. Durch Ersetzen des Seewassers durch eine hypertonische Lösung kann man in all diesen Zellen eine noch grössere Eckigkeit hervorrufen.

Eine eingehende Serie von Experimenten mit der Maceration der in mitotischer Teilung begriffenen Zellen habe ich nicht angestellt, doch ist es mir gelungen, nebenbei einige einzelne Tatsachen zu beobachten. So hatte ich nicht selten Gelegenheit, zu beobachten, dass von den Polenden der sich teilenden Zellenbündel frei endender Fäden nach aussen ragen, die augenscheinlich die Fortsetzung der Fäden der achromatischen Spindel bilden Ich konnte keinerlei Bewegung dieser Fäden bemerken und halte sie deshalb für wirklich feste Gebilde, keinesfalls aber für protoplasmatische Pseudopodien. Ähnliche protoplasmatische Auswüchse, in welche sich einzelne achromatische Fäden der Polstrahlungen fortsetzen, hat auch Meves (1901) in Spermatoziden von Pieris crataegi beschrieben.

In Anbetracht des oben gesagten halte ich es für durchaus wahrscheinlich, dass wenigstens in einigen Fällen die karyokinetische Bewegung durch ein festes Skelett zu einer geordneten umgestaltet wird.

Zum Schluss des gegenwärtigen Abschnitts möchte ich besonders darauf hinweisen, dass die hier von mir den einzelnen Bewegungen gegebenen Erklärungen nicht als endgültig aufgefasst werden müssen. Mein Zweck war nur, zu zeigen, dass die einer geordneten Bewegung fähigen Zellen ausnahmslos ein festes Skelett aufweisen und dass bei der Erklärung dieser Bewegungen der Forscher zwei völlig voneinander unabhängige Aufgaben streng auseinander halten muss: 1. die Energiequelle der ungeordneten Bewegung zu finden und 2. denjenigen festen Mechanismus, der diese Bewegung in eine geordnete umgestaltet, zu entdecken.

4. Über die Bedeutung der Centralkörper und der Mitochondrien.

Bis jetzt kann die Bedeutung der Centralkörper und Mitochondrien noch als völlig unaufgeklärt gelten. Das Vorhandensein von Centralkörpern wurde in den mitotischen Figuren zuerst an wenigen Objekten (beim Salamander von Flemming 1882, bei Ascaris megalocephala von Van-Beneden 1883 und Boveri 1888) festgestellt. Später konstatierte man ihr Vorkommen in den mitotischen Prozessen einer grossen Anzahl tierischer Zellen, ja, in vielen Fällen sogar in ruhenden tierischen Zellen. Doch wurde die Existenz derselben von den Botanikern bis zur neuesten Zeit stark in Zweifel gezogen. Sind es doch kaum sechs Jahre her, dass A. Fischer (1899) die Behauptung aufstellte, die Centralkörper seien in Wirklichkeit gar nicht vorhanden, sondern in bedeutendem Maße eine Erfindung der Histologen. Heutzutage haben wir Grund genug, solche Behauptungen gänzlich mit Stillschweigen zu übergehen, wird doch die weite Verbreitung der Centralkörper in den Zellen jetzt als unumstössliche Tatsache anerkannt, ja, es liesse sich sogar mit Recht vermuten, dass dieselben ein beinahe ebenso konstantes Zellorgan, wie der Kern, darstellten; es steht weniger unumstösslich

fest, dass die Centralkörper nicht neu im Protoplasma entstehen können, sondern stets ein Teilungsprodukt früherer Centralkörper bilden.

Wenn nun auch die Morphologie der Centralkörper als genügend aufgeklärt bezeichnet werden kann, so lässt sich dasselbe keineswegs von deren physiologischer Bedeutung sagen. Häufig werden die Centralkörper, im Gegensatz zum Kerne, welchem man assimilierende Funktionen zuschreibt und als Träger der vererblichen Merkmale auffasst, als „kinetische" Organe bezeichnet. Drei verschiedene Arten von Erscheinungen gestatten es, die Centralkörper mit der Bewegung der Zelle in Zusammenhang zu bringen: erstens, deren Anteilnahme an der Karyokinese d. h. „Bewegung" des Kernes, zweitens ihre höchst komplizierte Differenzierung im Schwanze des Spermiums, und endlich die Verwandtschaft der sogenannten Basalkörper an der Basis der Flimmerhaare mit den Centralkörpern.

Doch scheint es mir, dass wir, ungeachtet dieser Erscheinungen, keineswegs berechtigt sind, die Centralkörper als Fortbewegungsorgane zu bezeichnen, d. h. denselben eine Anteilnahme am Auslösungsprozess der kinetischen Energie zuzuschreiben. Hierzu müsste in erster Linie deren Anteilnahme an der amöboiden Bewegung nachgewiesen werden. Wenn die Centralkörper der Amöbe der Beobachtung nicht leicht zugänglich sind, so gehören doch die Leukocyten, die Wanderzellen z. B. bei den Amphibien zu den für das Studium dieser Gebilde am besten geeigneten Objekten. Und doch gelingt es nicht, auch nur die geringste Spur einer Anteilnahme der Centralkörper an der amöboiden Bewegung festzustellen.

Im gegenwärtigen Kapitel haben wir verschiedene Zellstrukturen bezw. Organe in Bezug auf ihren Aggregatzustand betrachtet. Wenden wir uns nun dem Studium der Centralkörper vom selben Gesichtspunkte zu

Sowohl an den Spindelpolen, als auch in ruhenden Zellen haben die Centralkörper, welche in letzterem Falle dem Kern meist dicht angelagert sind, auf gefärbten Präparaten in den meisten Fällen das Aussehen von Punkten und es fällt schwer, die Frage zu lösen, ob wir es hier mit Körnern oder Flüssigkeitstropfen zu tun haben. Doch ist bei vielen Insekten (bei Schmetterlingen, Schaben), ebenso wie bei den Tausendfüsslern

(Lithobius forficatus), bei Polystomum integerrimum, bei der Ente festgestellt worden, dass die Centralkörper in den ruhenden Zellen der männlichen Geschlechtsdrüse die ganz bestimmte Gestalt von Stäbchen aufweisen; dieser Umstand weist auf den festen Aggregatzustand derselben oder zum mindesten auf das Vorhandensein eines festen Skeletts in denselben hin. Hieraus lässt sich der Schluss ziehen, dass wir auch in den kugelförmigen Centralkörpern feste Körner, keineswegs aber Flüssigkeitstropfen vor uns haben. Und diese Schlussfolgerung wird zur unumstösslichen Tatsache, wenn wir die höchst komplizierten Formenveränderungen, welche die ursprünglich kugelförmigen Centralkörper während der Verwandlung der Spermatide in das Spermium durchmachen, in Betracht ziehen: in der Tat, all diese Ringe, Ästen, Stäbchen, Röhrchen und Spiralen stellen zweifellos feste Gebilde dar.

Mir scheint, der feste Aggregatzustand bildet das hauptsächlichste und charakteristischste Merkmal der Centralkörper und dieses Merkmal gestattet es auch, auf die physiologische Bedeutung dieser Organe zu schliessen. Das Cytoplasma des Zellkörpers einer undifferenzierten, sagen wir amöboiden Zelle, besteht aus Flüssigkeit, und die Centralkörper innerhalb derselben erscheinen, wenn auch nicht als einzige, so doch als hauptsächlichste feste Gebilde. Ist dies in der Tat der Fall, so liese sich im Voraus erwarten, dass in allen Fällen, wo die Formdifferenzierung der Zelle beginnt, den Centralkörpern eine wichtige Rolle in diesem Differenzierungsprozess zukommt. Dies lässt sich tatsächlich in vielen Fällen beobachten. Die Entstehung der achromatischen Spindel während der Mitose, die Bildung der Spermiengeissel und der Wimperhaare der Flimmerzellen geht unter augenscheinlicher Anteilnahme der Centralkörper vor sich.

Es wäre jedoch durchaus falsch zu erwarten, dass in den oben erwähnten Prozessen die festen Strukturen im Cytoplasma (die achromatischen Fäden, die Achsenfäden der Geisseln und Wimpern) ihren Ursprung unmittelbar der Substanz der Centralkörper verdanken. Unsere Beobachtungen weisen lediglich darauf hin, dass diese Fäden im Zusammenhange mit den Centralkörpern entstehen und es ist durchaus wahrscheinlich, dass sie sich aus dem flüssigen Cytoplasma des Zellkörpers bilden. Das

Cytoplasma fassen wir als Plasmosol auf, welches das Bestreben offenbart, sich in Plasmogel zu verwandeln, wobei die eine oder andere Art von festem Skelett ausfällt. Wir wissen, dass bei einem jeden Ausfall aus Lösungen der ausfallende Stoff sich in bestimmter Anordnung um die in der Lösung befindlichen festen Körper gruppiert. So beweisen im speziellen die Experimente von A. Fischer (1899), dass beim Ausfall des Eiweisses aus Lösungen unter dem Einfluss von Reagentien, die Fäden desselben Strahlungen um zufällig vorhandene feste Körner oder Spindeln zwischen zwei solchen Körnern bilden können. Mit diesen künstlich hervorgerufenen Strukturen vergleicht Fischer die Entstehung der achromatischen Figuren während der Mitose. Mir scheint dieser Vergleich ebenfalls dem wirklichen Tatbestand durchaus nahe zu kommen. Doch ist es mir völlig unverständlich, wie Fischer, welcher einen solchen Bildungsmodus der Achromatinfiguren voraussetzt, es für möglich befindet, den die Stellung der Spindel bestimmenden Centralkörpern jegliche physiologische Bedeutung abzusprechen! Möglicherweise ist ihre Bedeutung sogar eine grössere, als dies auf den ersten Blick erscheint; wenn wir zugeben, dass der kugelig erscheinende Centralkörper in Wirklichkeit eine bestimmte, mehr oder weniger komplizierte Gestalt besitzt, welche der Beobachtung entgeht, so erweist sich die Abhängigkeit der Form der Achromatinfigur von den Centralkörpern als eine noch engere.

Alles eben über den Zusammenhang zwischen den Centralkörpern und Achromatinfäden gesagte kann auch in Bezug auf den Entstehungsprozess der Achsenfäden der Geisseln und Flimmerhaare gesagt werden; nur scheint mir die Voraussetzung, dass die Fäden ihren Ursprung dem Stoffe der Centralkörper bezw. Basalkörper selbst verdanken, in letzterem Falle bedeutend mehr Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, als in ersterem, dank der grösseren Übereinstimmung in den Dimensionen beider Gebilde.

Wenn wir die oben angeführten Betrachtungen in Betracht ziehen, sehen wir uns keineswegs genötigt, die Centralkörper als kinetische Centren aufzufassen. Alle drei betrachtete Arten von Bewegungen stellen geordnete Bewegungen dar und nur eben dieser Umstand kann mit den Centralkörpern in Zusammenhang gebracht werden. Diese letzteren bestimmen ausschliesslich die Struktur des Mechanismus, welcher zur Umwandlung der unge-

ordneten Bewegung in eine geordnete dient, haben jedoch keinerlei Einfluss auf den Auslösungsprozess der Energie bei Entstehung der Bewegung. So erscheinen denn die Centralkörper nicht als kinetische, sondern als formbestimmende Organe.

Wenn wir den Aggregatzustand der Centralkörper in Betracht ziehen, wird es vielleicht gelingen, die in der Literatur herrschende, die Termini, „Centralkörper“ und „Centrosoma“ betreffende Meinungsverschiedenheit zu beseitigen. Dies ist keineswegs nur ein Wortstreit, sondern ein tiefgehender Unterschied.

Boveri bezeichnete als „Centrosomen“ die von ihm an den Polen des sich furchenden Eies der Pferdeascaris entdeckten Gebilde und beschrieb dieselben als kugelige Körper, bis zu deren Peripherie sich die Fäden der Spindel und die Strahlungen hinziehen und deren Mittelpunkt von einem sich intensiv tingierenden Körnchen, dem „Centriol“, gebildet wird. In anderen Zellen, besonders in den Spermatocyten und Spermatiden, kann man an den Spindelpolen nur ein intensiv färbbares Körnchen oder Stäbchen erkennen, welches jeder Hülle entbehrt; dieses Körnchen bleibt auch in der ruhenden Zelle erhalten, wenn sich die dasselbe umgebende Strahlung verliert und es unmittelbar von undifferenziertem Protoplasma umgeben ist. In letzter Zeit besteht besonders Meves (1902) darauf, dieses Körnchen könne in keinem Falle mit dem Centrosoma Boveris identifiziert werden, es entspräche vielmehr dem „Centriol“ dieses Autors; und Meves gibt diesem Gebilde die alte Bezeichnung Flemmings und Van-Benedens „Centralkörper“. Und eben dieser Centralkörper bezw. Centriol bildet ein wichtiges, beständiges und augenscheinlich sich durch Teilung vermehrendes Organ, während der dasselbe in manchen Fällen umgebende Körper (Centrosoma Boveris) eine vorübergehende Erscheinung darstellt und mit der Achromatinfigur. der Centrosphäre in Zusammenhang steht, welche zur Bildung einer ganzen Reihe von konzentrischen Sphären bezw. Hüllen um den Centralkörper beitragen kann.

Die wesentlichsten Unterschiede zwischen dem „Centralkörper“ von Meves und dem „Centrosoma“ Boveris bestehen in den mini-

malen Dimensionen des ersteren, im Fehlen jeglicher bemerkbaren inneren Struktur und in dessen Fähigkeit, die eine oder andere Gestalt anzunehmen, d. h. also im festen Aggregatzustande desselben. Doch scheint mir, diesen Unterschieden sollte nicht allzuviel Bedeutung beigemessen werden. Was die Grösse anbelangt, so übertreffen selbst in dieser Beziehung einige von Meves selbst geschriebene Centralkörper die „Centrosomen“ der Pferdeascaris: ich habe hier den proximalen Centralkörper des Salamanderspermiums und die gigantischen Centralkörper der Spermatocyten von Paludina vivipara vor deren Zerfall in Körner, im Auge. Ausserordentlich bedeutende Dimensionen erreichen auch die Centralkörper in den Spermatiden der Decapoden, besonders bei den Paguridae; wir haben uns davon überzeugen können, dass der distale Centralkörper hier eine komplizierte innere Struktur aufweist, d. h. aus einer flüssigen centralen Masse besteht, um welche sich ein kompliziertes, aus festem Stoff bestehendes Skelett differenziert. Es ist durchaus wahrscheinlich, dass auch in anderen Fällen, und zwar bei der Teilung der Centralkörper, bei deren Zerfall in Körner, ebenso wie beim Wachstum derselben in den sich entwickelnden Spermatiden, dieselben nicht aus kompaktem festen Stoff, sondern aus Centrogel besteht, d. h. aus einem festen Skelett, in dessen Maschen bezw. Waben derselbe Stoff in flüssiger Lösung enthalten ist, wodurch der Centralkörper, ohne seine bestimmte Gestalt zu verlieren, plastische Eigenschaften gewinnt. Wenn wir zugeben, dass die Fähigkeit, sich in Centrogel mit mehr oder weniger vorwiegend flüssiger Phase zu verwandeln, eine für alle Centralkörper charakteristische Eigenschaft bildet, so wird uns die Verwandlung der Centralkörper in Centrosome, in deren Centrum ein Korn, das Centriol, erhalten bleiben kann, völlig klar werden. Wenn in manchen Fällen, wie z. B. bei Amphioxus, nach der Schilderung Sobottas (1897), an den Polen der ersten Furchungsspindel keinerlei Centralkörper bemerkbar sind und dieselben erst später auftreten, so haben wir es unserer Auffassung nach hier nicht mit einer Neubildung derselben, sondern mit einer Wiederherstellung der kompakteren Centralkörper aus dem Centrogel zu tun. Eine solche Auffassung der beobachteten Tatsachen drängt sich uns besonders beim Lesen der Beschreibungen Lillies (1903) und Conclins (1897) auf, welche die Bildung der mitotischen Figuren bei der Be-

fruchtung und Furchung des Eies vom Unio, bezw. Crepidula schildern.

Ich halte es für durchaus möglich, dass die Centralkörper, welche in typischer Form in der Spermiohistogenese oder in den ruhenden Zellen auftreten, mit den hauptsächlich in Eiern beobachteten Centrosomen identische Gebilde darstellen; nur wiegt in den Centrosomen die flüssige, in den Centralkörpern die feste Phase vor. Dank diesem Umstande ist der Centralkörper deutlich vom Cytoplama der Zellkörper abgegrenzt, während die Centrosomen in die Cytoplasmasphäre übergehen.

Natürlich spielen nicht nur die Centralkörper die Rolle von formativen Elementen in der Zelle. In den Pflanzenzellen übernimmt diese Rolle meist die Zellenmembran, welche zwar eine Differenzierungsfähigkeit besitzt, jedoch nur in äusserst engen Grenzen, was zu einer ausserordentlichen Einförmigkeit der morphologischen Struktur im ganzen Pflanzenreiche führt. Bekanntlich hat das Vorhandensein von Centralkörpern in den meisten Pflanzenzellen nicht festgestellt werden können, und es ist durchaus möglich, dass dieselben hier wirklich ganz fehlen. Das Wegfallen derselben steht wahrscheinlich mit dem Auftreten einer festen Membran, welche das Vorhandensein eines anderen formativen Organes überflüssig macht, im Zusammenhange.

Die den gemeinsamen Vorfahren der heutigen Tier- und Pflanzenwelt vormals eigen gewesene Beweglichkeit und die Differenzierungsfähigkeit der äusseren Form im Zusammenhange mit dem Fehlen einer Cellulosemembran, ist jetzt ausschliesslich in den männlichen Geschlechtszellen von mehreren Pflanzen erhalten geblieben; und in den verschiedenen Entwicklungsstadien der letzteren ist das Vorkommen von Centralkörpern, welche mit denjenigen der tierischen Zellen völlig übereinstimmen, nachgewiesen worden.

Die eingehende Ausarbeitung der Lehre von den Mitochondrien verdanken wir besonders K. Benda, welcher im zwölften Bande der „Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte" für das Jahr 1903 seine, eine Zusammenfassung aller in der Literatur erschienenen diesbezüglichen Daten enthaltende

Arbeit, veröffentlichte. Bei Durchsicht dieser Arbeit und bei Vergleich derselben mit den in der vorliegenden Arbeit geschilderten Tatsachen, kann man schwerlich zu einem anderen Schluss kommen, als dass die Mitochondrien formative Zellelemente repräsentieren, deren hauptsächlichste, Bedeutung in der Bildung des festen Skeletts liegt.

Benda beschreibt die Mitochondrien hauptsächlich in den Spermien, ebenso wie in den Spermatiden und Spermatocyten verschiedener Wirbeltiere und Wirbellosen. Die Mitochondrien stellen Körner dar, welche das Bestreben zeigen, zu Fäden zu verschmelzen und sich iu allen Stadien intensiv nach der Bendaschen Methode tingieren, folglich wahrscheinlich von einem besonderen chemischen Stoff gebildet werden. In erwachsenen Spermien offenbart diese Färbung bei den verschiedensten Arten meist Spiralen. Gerade eine solche, das Zwischenstück des Säugetierspermiums umgebende Spirale betreffen die ersten Beobachtungen Bendas und dienten ihm zur Ausarbeitung seiner Färbungsmethode. In manchen Fällen umgibt diese Mitochondrienspirale den Hals, in anderen einen Teil des Schwanzes, in noch anderen endlich den Kopf. Bisweilen werden statt der Spiralen andere Strukturen beschrieben, und zwar quergestreifte Fäden, Bänder oder Röhrchen, doch wird auf die Schwierigkeit der Unterscheidung der spiraligen Strukturen von den quergestreiften hingewiesen. Im Paragraph 3 des gegenwärtigen Kapitels habe ich nachzuweisen versucht, dass all diese Gebilde das Skelett verschiedener Spermienabschnitte darstellen. Benda bezeichnet diesselben mit dem Sammelnamen „chondriogene Hülle“, d. h. eine aus Körnern sich bildende Hülle.

Die Körner, welchen die Spiralen und die anderen Skelettgebilde der Spermien ihre Entstehung verdanken, bilden sich nicht neu in der Zelle, deren Form von diesem Skelett bestimmt wird, d. h. in der Spermatide, sondern lassen sich durch einige frühere Generationen hindurch verfolgen, so in den Spermatocyten und Spermatogonien; und in all diesen Stadien tingieren sich dieselben völlig gleich. Bisweilen finden sich die Körner über den ganzen Zellkörper zerstreut, in anderen Fällen treten dieselben zur Bildung eines besonderen Mitochondrienkörpers zusammen, für welchen Meves (1900) die alte Bezeichnung „Nebenkern“ beizubehalten vorschlägt. Häufig vereinigen sich

die Mitochondrienkörner auch in diesen frühen Stadien zu Fäden, welche sich zu Ringen zusammenwinden können. Während der mitotischen Zellteilung bei Blaps und Paludina hat man beobachten können, dass die Mitochondrienfäden bezw. Ringe sich an der äusseren Oberfläche der Spindel anordnen und die tiefer liegende Chromatinfigur imitieren, doch mit dem Unterschiede, dass die Spaltung nicht, wie in den Chromosomen in longitudinaler, sondern in transversaler Richtung vor sich geht. Die regelmäßigen Figuren der Mitochondrienfäden weisen darauf hin, dass dieselben auch in diesen Stadien aus einem festen Stoff oder wahrscheinlich aus Mitogel bestehen.

Meves beschreibt für Pygaera eine besondere innere Struktur der Mitochondrienkörner, ein Bläschen mit sich heller färbenden (wahrscheinlich flüssigen Inhalt) und mit einer intensiv färbbaren (wahrscheinlich festen) Hülle; folglich weisen dieselben ungefähr denselben Bau auf, wie der distale Centralkörper in der Spermatide von Pagurus (Taf. XXVI, Fig. 8b.)

Ausser in den männlichen Geschlechtszellen weist Benda das Vorhandensein von spezifisch färbbaren Mitochondrien in den quergestreiften Muskelzellen und in der Basis der Geissel des Flimmerepitels nach; doch sind diese Beobachtungen noch nicht genügend ausgearbeitet, als dass auf dieselben näher eingegangen werden könnte.

Benda misst dem Umstande, dass beim Eindringen des Spermiums in das Ei die Mitochondralspiralen stets mit dem Kern und dem proximalen Centralkörper zusammen in das Ei eindringen, eine besondere Bedeutung bei. In der Eizelle weist er ebenfalls das Vorhandensein von Mitochondrien nach, ebenso, wie im befruchteten Ei und den Blastomeren. Der Autor schliesst hieraus, dass die Mitrochondrien ein beständiges Zellorgan bilden und gemeinsam mit den Chromosomen einen Vererbungsfaktor repräsentieren. Für uns ist diese Auffassung insofern von Interesse, als sie das Vorhandensein von Mitochondrien in solchen Zellen, welche eines festen Skelettes entbehren, erklärt.

Was die Bedeutung der Mitochondrien anbetrifft, so spricht sich Benda in ganz bestimmter Richtung aus. Die Mitochondrien, wie sie im Spermium, in Muskel- oder Flimmerzellen zur vollen Entfaltung kommen, erscheinen dem Autor als kinetische Organe. Dieser Ansicht kann ich dieselben Einwände entgegenstellen,

wie der Auffassung der Centralkörper als kinetische Organe. Meiner Meinung nach stehen weder die einen, noch die anderen Gebilde mit der Beweglichkeit der Zelle in direktem Zusammenhange, sondern dienen lediglich für Formbestimmung dieser geordneten Bewegungen.

5. Die Organisation der Zelle.

In den vorhergehenden Paragraphen des vorliegenden Kapitels haben wir die verschiedenen Skelettbildungen in sämtlichen Organen der verschiedensten Zellen berührt. Es lag nicht in meiner Absicht eine eingehende Beschreibung all dieser Gebilde in jedem Einzelfalle zu liefern. Es war mir nur daran gelegen, darauf hinzuweisen, dass die von mir in den Spermien der Decapoden entdekten Strukturen eine weite Verbreitung zeigen.

Auf Grund dieser Übersicht sind wir, wie mir erscheint, berechtigt, die Schlussfolgerung zu ziehen, dass keine der uns bis jetzt bekannten Zellen völlig jeglichen festen Skelettes entbehrt. Oben haben wir zugegeben, dass das Cytoplasma des Zellkörpers der Amöbe sich in flüssigem Aggregatzustande befinde; ich könnte wenigstens keine Tatsache anführen, welche uns veranlassen könnte, auch hier nach festen, eine bestimmte Form zeigenden Elementen zu suchen. Doch lässt sich während der mitotischen Teilung bei einigen Amöben das Vorhandensein sowohl von Chromosomen, welche eine bestimmte Form aufweisen, als auch von Centrosomen nachweisen. So unterliegt auch bei den Amöben das Vorkommen von festen Gebilden keinem Zweifel. Was endlich die Bakterien anbetrifft, bei welchen sich keine Chromosomen entdecken lassen, so besitzen dieselben augenscheinlich in den meisten Fällen ein äusserst kompliziertes Skelett, denn dieselben zeigen eine bestimmte Form und häufig ein ganzes System von Flimmerhaaren.

Unter den modernen Cytologen ist die Auffassung weit verbreitet, die Kompliziertheit und Verschiedenartigkeit in der Organisation der Zellen hänge in erster Linie von der chemischen Beschaffenheit des Protoplasmas ab und die Lebenserscheinungen seien im Grunde chemische, nicht aber mechanische Prozesse.

Die im Vorhergehenden behandelten Tatsachen entsprechen jedoch keineswegs der ebenerwähnten Auffassung. Die Organisation der Zelle kann nicht auf die Kompliziertheit der chemischen

Beschaffenheit derjenigen Stoffe, aus welchen sich der Zellkörper aufbaut, zurückgeführt werden: diese Stoffe treten zur Bildung bestimmter, von einem festen Skelett zusammengehaltener Organe zusammen. Die Zelle repräsentiert einen komplizierten Mechanismus, ähnlich einer nach einem bestimmten Plan von menschlicher Hand konstruierter Maschine; jeglicher Teil einer solchen Maschine — jedes Zellorgan — besitzt nicht nur eine bestimmte chemische Beschaffenheit, sondern auch eine bestimmte Form und ist, dank seinem festen Skelett, in bestimmter Stellung befestigt. Ohne jegliche Veränderung der chemischen Bestandteile kann die Zelle die kompliziertesten Veränderungen durchmachen, und zwar nach allen möglichen Richtungen, lediglich dank den Variationen der Form ihres festen Skelettes. Und wenn auch eine ganze Reihe von Lebenserscheinungen — so der Stoffwechsel und Kraftwechsel auch augenscheinlich in den flüssigen Teilen des Protoplasmas stattfinden können, so geht doch die dritte Gruppe von Erscheinungen, welchen möglicherweise eben hauptsächlich die Bezeichnung „Lebenserscheinungen“ zukommt, die Formveränderungsprozesse, in den meisten Fällen nur unter Mitwirkung des festen Skelettes vor sich. Es liessen sich natürlich auch solche Zellen denken, welche sich ausschliesslich aus festen Bestandteilen zusammensetzen; in diesen Zellen würden sich flüssige Tropfen, die Kerne, ebenso wie gewisse Strukturen, hauptsächlich Wabenstrukturen vorfinden; es könnte selbst eine Abweichung der allgemeinen Form von der kugeligen und die Bildung von einaxigen und bilateralsymmetrischen u. a. Formen stattfinden: es wäre eine Art amoeboider Bewegungen und das Auftreten von Strahlungen und Spindeln denkbar. Doch bin ich überzeugt, dass solche, ausschliesslich aus flüssigem Protoplasma bestehenden Zellen jetzt nicht existieren und dass ohne ein festes Skelett die Zellen nicht die komplizierte morphologische Differenzierung erreichen könnten. Die Auffassung des Protoplasmas als lebenden Stoff ist an und für sich eine abstrakte, künstliche Vorstellung; eine reale Bedeutung hat nur die Auffassung der Zelle als lebenden Mechanismus.

Und wenn wir uns nun die Frage stellen, was denn eigentlich den Begriff der Zellorgane, sowohl der beständigen (Chromosomen, Centralkörper, Mitochondrien), als auch der nicht konstant auftretenden (Wimpern. Geisseln, Fibrillen) charakterisiert, so

gelangen wir zur Überzeugung, dass hier nicht soviel die Beständigkeit der chemischen Beschaffenheit oder bestimmte Funktionen von Bedeutung sind, als das Vorhandensein eines festen Skeletts. Verfügen wir doch über keinerlei genauere Kenntnisse der chemischen Beschaffenheit des Chromatius, der Centralkörper u. a. und die Einförmigkeit der Tingierung bei Anwendung bestimmter Färbemethoden, beweist gar nichts. Es ist im Gegenteil durchaus unwahrscheinlich, dass der sich völlig gleich tingierende Chromatin in den Spermien des Seeigels und des Menschen auch in der Tat dieselbe chemische Beschaffenheit besitzt. Und wir wissen, dass während der Ovogenese die Chromosomen in den sich entwickelnden Kernen ihre Färbbarkeit während der Übergangsstadien völlig verändern, und doch betrachten wir sie als dieselben Organe, und zwar lediglich deshalb, weil wir die ununterbrochene Reihenfolge der Formveränderungen, die Identität des Skelettes verfolgen können. Über die Funktionen der beständigen Zellorgane sind wir ebenfalls sehr wenig aufgeklärt; augenscheinlich kann ein und dasselbe Zellorgan seine Funktionen verändern; so können die Centralkörper in einem Falle während der mitotischen Teilung eine Rolle spielen, im anderen die Struktur des Spermiums bestimmen. Ich würde sagen, dass, als einziger konstanter und bestimmter Faktor in all diesen Fällen, nur das Skelett des gegebenen Organes erscheint, obwohl dasselbe im Gelstadium seine Form auch verändern kann, doch verändert sich dasselbe ununterbrochen, und diese Ununterbrochenheit kann vom Beobachter verfolgt werden. Wenn man überhaupt von einer vergleichenden Cytologie sprechen kann, so wird die vergleichende Morphologie des Zellskelettes in dieser Wissenschaft das hauptsächlichste Kapitel bilden.

In der Naturwissenschaft liegt die Bedeutung einer jeden Lehre, einer jeden Anschauung nicht sowohl darin, wie weit dieselbe zur Erklärung von in der Wissenschaft schon bekannten Tatsachen beiträgt, sondern auch wie weit dieselbe zur Entdeckung neuer Fakten führt. Dieses Element der Voraussagung ist nicht nur der einen oder anderen Theorie der exakten Wissenschaften, der Mechanik, Physik und Chemie eigen, sondern in bedeutendem Maße auch den biologischen Lehren, wie der

durch die Evolutionstheorie befruchteten vergleichenden Anatomie, welche dem Forscher gestattet, auf Grund eines beliebigen einzelnen Merkmales einer unbekannten Art die Organisation derselben zu bestimmen. Und je mehr die eine oder andere wissenschaftliche Anschauung zur Voraussagung unbekannter Fakten beiträgt, um so wahrscheinlicher ist dieselbe und um so wichtiger ist deren Bedeutung als Arbeitstheorie. Mir scheint, dass die in vorliegender Arbeit entwickelte Ansicht über das feste Zellskelett in bedeutendem Maße Material für solche Voraussagungen liefert. Jedesmal, wenn wir eine Zelle, oder einen Teil einer Zelle, mit bestimmter Gestalt oder mit der Fähigkeit bestimmte geordnete Bewegungen auszuführen, vor uns haben, müssen wir hier das Vorhandensein von Skelettgebilden voraussehen, ja, wir können sogar häufig ohne irgend ein Skelett zu sehen, dessen Form voraussagen. Während meines Studiums der Krebstiere und anderer Objekte, glückten mir solche Voraussagungen nicht selten. Und mir scheint, ein jeder Forscher, welcher sich das Studium des Skeletts der einen oder anderen Art von Zellen zur Aufgabe macht, wird häufig erst den Bau dieses Skeletts erraten, um dasselbe dann mit Hülfe der Macerations- und osmotischen Methoden oder der Färbung aufzufinden. Und ich bin überzeugt, dass er auf diesem Wege ein weiteres Feld für fruchtbare Forschungen vor sich liegen sehen wird.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXV—XXIX.

Sämtliche Figuren sind mit Hülfe des Zeichenapparats bei zweierlei Vergrösserungen angefertigt: die Figuren der Taf. XXV u. XXVI mit 3500facher (Apochr. Zeiss 2 mm, Komp.-Ok. 18), die Figuren der Taf. XXVII—XXIX mit 1400facher (Apochr. Zeiss 2 mm, Komp.-Ok. 6).

Tafel XXV.

Die Figuren sind nach mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten entworfen.

Fig. 1—18. Spermiohistogenese von Galathea squamifera.

Fig. 1 u. 2. Teilung der Spermatocyten zweiter Ordnung. Die Kapselkörner und Mitochondrien sind gleichmässig verteilt. Die Centralkörper haben sich noch nicht geteilt. Auf Fig. 2 haben sich die äquatorialen Teile der Spindel abgesondert, die Polarteile verbinden, ebenso wie auch auf den folgenden Abbildungen, den Centralkörper mit dem Kern.

Fig. 3. Der Centralkörper hat sich geteilt; ein Idiozom hat sich nicht gebildet; der äquatoriale Teil der Spindel ist verschwunden. Die Kapselkörner fliessen zu grösseren Tropfen zusammen.

Fig. 4. Idem; bemerkenswert ist die Lage der Centralkörper.

Fig. 5 u. 6. Die Bildung des Kapsel- und Mitochondrienkörpers. Dieselben nehmen jedoch noch keine bestimmte Stellung ein.

Fig. 7. Nach und nach ordnen sich der Kapsel- und Mitochondrienkörper und der Kern längs der longitudinalen Achse der Spermatide an.

Fig. 8. Die Centralkörper fassen auf der Längsachse zwischen Kapsel- und Mitochondrienkörper Stellung. Vakuolisierung des Kernes.

Fig. 9. Das undifferenzierte Cytoplasma schwindet bis zu einer feinen, auf dem Präparat nicht bemerkbaren Membran, welche die dreiteilige Spermatide, mit deutlich ausgeprägtem Kopf-, Hals- und Schwanzabschnitt einhüllt. Von den zwei Nachbarspermatiden lässt sich nur an der rechten ein distaler und proximaler Centralkörper unterscheiden.

Fig. 10. Der distale Centralkörper hat sich in eine Scheibe, auf Fig. 11 in einen Kegel verwandelt, auf Fig. 12 ist derselbe in zwei Abschnitte: einen vorderen scheibenförmigen und ein hinteres Korn zerfallen. Fig. 12 a stellt eine Modifikation des auf Fig. 12 wiedergegebenen Stadiums dar. Auf Fig. 13 verwandelt sich die Scheibe in einen Ring, auf Fig. 14 gestaltet sich auch das Stäbchen in ein Röhrchen um.

Fig. 14 a, 14 b und 15 zeigen, dass der vordere Abschnitt des distalen Centralkörpers auf fixierten Präparaten nicht immer seine ringförmige Gestalt beibehält, ebensowenig, wie der hintere seine röhrenförmige. Allmähliche Entwicklung der Halsfortsätze.

Fig. 16. Ein beinahe reifes Spermium. In der Kapsel ist die äussere Chitinhülle, das innere Chitinröhrchen und das aus Explosionsstoff bestehende Polster sichtbar.

Fig. 17 u. 18. Spermium nach der Kapselexplosion. Der hintere Abschnitt des distalen Centralkörpers ist ausgestossen und offenbart eine komplizierte Struktur.

Fig. 19—21. Spermiohistogenese von Scyllarus arctus. a = Seitenansicht, b = Rückansicht. Die Centralkörper sind nicht sichtbar, dieselben werden wahrscheinlich von den Mitochondralkörnern verdeckt. Der Mitochondralkörper sendet Strahlen — das Skelett der künftigen Halsfortsätze — aus.

Fig. 22—24. Spermiohistogenese von Portunus corrugatus.

Fig. 22. Dreiteilige Spermatide mit feiner Mitochondrienschicht. Die Centralkörper sind noch gleich.

Fig. 23. Im distalen Centralkörper hat sich der vordere, nebenan einzeln abgebildete Ring differenziert.

Fig. 24. Reifes Spermium; a — Seiten-, b = . ückansicht. Die Körnerreihen am Kopfe entsprechen den Mitochondralfäden.

Fig. 25. Spermium von Maja verrucosa. Der Hals hat die Gestalt einer feinen, die zwei vorderen Drittel der Kapsel vom Kopfe trennenden Zwischenlage; nur der peripherische äussere Rand des Halses ist verdickt. Der proximale Centralkörper gleicht dem vorderen Abschnitt des distalen.

Tafel XXVI.

Die Figuren sind nach mit Eisen-Hämatoxylin tingierten Schnitten entworfen.

Fig. 1—10. Spermiohistogenese von Pagurus striatus.

Fig. 1. Spermatide mit gleichmässig verstreuten Kapsel- und Mitochondralkörnern. Ob das schwarze Korn an der rechten Seite den Centralkörper oder bloss ein besonders intensiv gefärbtes Mitochondralkorn darstellt, ist schwer zu bestimmen.

Fig. 2. Der grösste Teil der Kapselkörner ist in einem Kapselkörper zusammengeflossen.

Fig. 3. Der Kapselkörper ist vollständig ausgebildet.

Fig. 4. Dreiteilige Spermatide. Die Centralkörper haben auf der Achse Stellung gefasst. Am hinteren Ende des Schwanzstückes bemerkt man einen Tropfen, welcher sich später zum inneren Röhrchen entwickelt.

Fig. 5—7. Allmähliche Vergrösserung des distalen Centralkörpers.

Fig. 8a—8f. Die Differenzierung des distalen Centralkörpers.

Fig. 9. Ein reifes Spermium.

Fig. 10a. Spermium mit normal ausgestülpter Kapsel. Auf dem Präparat ist nur eine leichte, durch einen gelblichen Anflug bezeichnete Spur der Kapsel bemerkbar. Der ausgestossene distale Centralkörper offenbart eine spiralige Struktur.

Fig. 10b—d. Unvollständig ausgestossene Centralkörper.

Fig. 11—17. Spermiohistogenese von Homarus vulgaris.

Fig. 11—15. Dreiteilige Spermatiden. Bemerkenswert ist die Fadenstruktur des Mitochondralkörpers und die Umwandlung des Schwanztropfens in das innere Chitinröhrchen.

Fig. 14a u. 14b entsprechen dem Stadium der Fig. 14 und geben den betreffenden Centralkörper und das, die Basis der Halsfortsätze bildende, Dreieck wieder.

Fig. 16. Reifes Spermium.

Fig. 17. Verschiedene Arten bei der Kapselexplosion ausgestossener Centralkörper.

Tafel XXVII.

Sämtliche Abbildungen sind mit 1400facher Vergrösserung hergestellt.

Fig. 1—12. Spermiohistogenese von Eupagurus prideauxii; aus dem im Blutserum desselben Individuums zerzupften Hoden.

Fig. 1a und 5—12 in der Aufsicht; Fig. 1b, 2, 3 und 4 im optischen Durchschnitt. Man sieht die Vakuolisierung des Kerns, die Bildung des Schwanzkörpers, des Schwanztropfens, des den distalen Centralkörper umgebenden inneren Kapselröhrchens und

die Bildung des Kopfskeletts aus den Mitochondrien. Auf Fig. 11 und 12 sind Stadien mit leicht durch die Veränderung der äusseren Bedingungen zerstörbarem Skelett abgebildet.

Fig. 13. Reifes Spermium von Eupagurus pridauxii in hypertonischer Lösung (10 % KNO_3).

Fig. 14. Reifes Spermium von Eupagurus angulatus in 10% NaCl

Fig. 15—22. Pagurus striatus.

Fig. 15—16. Spermatiden im Serum.

Fig. 17. Reifes Spermium in Seewasser.

Fig. 18. Spermium mit normal ausgestülpter Kapsel und ausgestossenem Centralkörper, welcher eine spiralige Struktur offenbart (vergl. Fig. 10a, Taf. XXVI). Dank der Explosion hat sich der Kopf in eine Kugel verwandelt, was jedoch nicht in allen Fällen stattfindet.

Fig. 19. Spermium mit anormal ausgestülpter Kapsel; der Centralkörper ist nicht ausgestossen worden.

Fig. 20—21. Infolge zweistündigen Liegens in 7% Glyzerinlösung aufgequollenes Spermium.

Fig. 22. Chitinkapsel nach KOH.-Bearbeitung.

Fig. 23—28. Clibanarius misanthropus.

Fig. 23—24. Spermatide in der Seiten- und Rückansicht in Serum. Man kann deutlich erkennen, dass die Skelettfäden des Kopfes sich in die Halsfortsätze erstrecken.

Fig. 25. Reifes, auf der Eioberfläche festsitzendes Spermium. Seewasser.

Fig. 26. Beginn der Kapselexplosion. Seewasser.

Fig. 27, 28. Spermien mit anormal ausgestülpter Kapsel. Seewasser.

Fig. 29—30. Paguristes maculatus.

Fig. 29. Reifes Spermium mit durch die Wirkung des allmählich unter dem Deckglase austrocknenden Seewassers gespaltenem Kopfe.

Fig. 30—32. Spermien mit verschiedenartig ausgestülpten Kapseln und ausgestossenen Centralkörpern. Auf Fig. 32 ist die Kapsel augenscheinlich unnormal ausgestülpt, denn sie presst den Hals und das Hinterende des Kernes zusammen; auf Fig. 31 sind die Centralkörper und die formativen Fäden des Kopfes gut sichtbar.

Fig. 33—37. Homarus vulgaris.

Fig. 33. Reifes Spermium im Serum desselben Individuums.

Fig. 34. Spermium mit normal ausgestülpter Kapsel. Der ausgestossene Centralkörper (cf. Fig. 17, Taf. XXVI) ist nicht sichtbar. Durch die Kapselexplosion ist der Kopf aufgequollen; das Skelett ist nicht zu bemerken. Serum.

Fig. 35. Spermium mit anormal ausgestülpter Kapsel; der Centralkörper ist nicht ausgestossen (cf. Fig. 16, Taf. XXVI). Der Kern quillt in Form eines Tropfens aus der Öffnung der Kapsel hervor. Serum.

Fig. 36. Infolge dreistündigen Liegens in 7 %iger Glyzerinlösung aufgequollenes Spermium.

Fig. 37. Spermatide mit deutlich ausgesprochener Fadenstruktur der Mitochondrien. (Vergl. Fig. 11, Taf. XXVI. Serum.)

Fig. 38—39. Scyllarus arctus. Reife Spermien vom Abdomen des Weibchens. Seewasser. Rück- und Seitenansicht.

Fig. 40—43. Gebia littoralis. Reife Spermien.

Fig. 40. In Serum.

Fig. 41. Nach dreistündigem Liegen in 3%iger NaCl-Lösung.

Fig. 42 u. 43. Nach 24stündiger Mazeration in Kaliumzitrat. Die Spirale des auf Fig. 42a wiedergegebenen Spermiums verkürzte sich bei einem Zusatz von frischer konzentrierter Kaliumzitratlösung vor meinen Augen bis zu dem auf Fig. 42b dargestellten Stadium.

Tafel XXVIII.

Fig. 1—20. Galathea squamifera.

Fig. 1—7. Spermiohistogenese beim Studium der Spermatiden im Serum. (Cf. Fig. 3—15, Taf. XXV.) Auf Fig. 7b ist das Hinterende der Kapsel mit drei formativen Reifen, auf Fig. 7c der optische Durchschnitt durch den Hals mit den drei Halsfäden wiedergegeben; die Anordnung der letzteren entspricht der Anordnung der Kapselreifen. Serum.

Fig. 8—9. Reifes Spermium in Serum. Seiten- und Vorderansicht.

Fig. 10—11. Spermien mit normal ausgestülpten Kapseln und ausgestossenen Centralkörpern.

Fig. 12—16. Spermien nach 24stündiger Mazeration in 9,2% Kalizitrat. Auf Fig. 12 sind zwei Kopfreifen bereits abgesprungen, der dritte stützt noch die entsprechende Kante. Auf Fig. 13 sind schon alle drei Reifen abgesprungen und der Kern hat Kugelform angenommen. Auf Fig. 14 haben sich die abgesprungenen Kopfreifen kontrahiert, die Skelettfäden der Halsfortsätze zu Spiralen zusammengewunden, das innere Kapselröhrchen ist unnormal seitwärts ausgestossen. Auf Fig. 15 bemerkt man die drei Reifen der Kapsel; einer derselben ist zur Seite abgesprungen und gerade geworden. Auf Fig. 16 ist die Kapsel unberührt geblieben, dagegen ist der Kern ganz abgefallen und an der Basis der Kapsel sind nurmehr die drei Kopfreifen stehen geblieben.

Fig. 17. Spermium nach 24stündiger Mazeration in Rohrzucker. Bemerkenswert ist die Spirale am Halse und die Vakuolisierung Protoplasmamembran des Kopfes.

Fig. 18—20. Der Einfluss des verminderten osmotischen Druckes. Fig. 18—19 nach dreistündigem Liegen in 2% KNO^3; die Kopf, Hals und Kapsel bekleidende Protoplasmamembran ist aufgequollen; die Halsfortsätze sind an den Kern herangezogen. Fig. 20 nach zweistündiger Einwirkung einer 7%igen Glyzerinlösung, welche allmählich in die Zelle eingedrungen ist und den äusseren osmotischen Druck aufgehoben hat.

Fig. 21—24. Munida rugosa.

Fig. 21. Reifes Spermium in Seewasser.

Fig. 22—23. Spermatiden in Seewasser.

Fig. 24. Reifes Spermium; dasselbe hat nach dem Liegen in 7%iger Glyzerinlösung Kugelform angenommen.

Fig. 25—32. Spermiohistogenese von Maja verrucosa. Serum. Bemerkenswert ist die Bildung von Fäden durch Ausstrecken der Körner. Die drei bis sechs Kopffortsätze des reifen Spermiums bilden sich durch Vereinigung der Skelettfäden in Bündel.

Fig. 33—36. Herbstia condyliata. Seewasser.

Fig. 33, 34. Reifes Spermium.

Fig. 35, 36. Das nicht aus dem Auge verlorene Spermium hat sich an der Eioberfläche festgesetzt (Fig. 35); die Kapselexplosion hat stattgefunden und der Kopf mit den Fortsätzen ist in das Ei hineinbefördert worden.

Fig. 37—38. Portunus arctuatus. Reifes Spermium in Serum.

Fig. 39—40. Portunus corrugatus.

Fig. 39. Reifes Spermium. Serum.

Fig. 40. Spermatide. Serum.

Fig. 41—42. Inachus scorpio.

Fig. 41. Reifes Spermium, sich an der Eioberfläche festsetzend.

Fig. 42a. Nach dreistündigem, Fig. 42b nach 24stündigem Liegen in 7%iger Glyzerinlösung. Die Stellen, wo früher die Fortsätze waren, sind am aufgequollenen Kopfe durch Ausbuchtungen, welche von denselben Spiralen, von denen eine auf Fig. 42a abgesprungen ist, angehalten werden, bezeichnet.

Fig. 43. Ilia nucleus. Reifes Spermium. Seewasser.

Fig. 44. Carcinus maenas. Reifes Spermium. Seewasser.

Fig. 46. Eryphia spinifrons. Reifes Spermium. Seewasser.

Fig. 47. Calappa cranulata. Reifes Spermium. Seewasser.

Fig. 48. Pinnotheres veterum. Reifes Spermium. Seewasser.

Fig. 49. Dorippe lunata. Reifes Spermium. Seewasser.

Fig. 50—57. Dromia vulgaris. Seewasser.

Fig. 50—52. Entwicklung der Spermatide. a = Seiten-, b = Vorderansicht.

Fig. 53—56. Spermatiden. Vorderansicht.

Fig. 57. Reife Spermien mit zwei und drei Fortsätzen.

Tafel XXIX.

Sämtliche Abbildungen ausser der dritten, vierten und achten sind mit 1400-facher, Fig. 4, 3 und 8 mit 3500facher Vergrösserung gezeichnet, wobei die Farben des Präparats beibehalten sind: Fig. 1—9 = dreifache Färbung nach Biondi-Heidenhain, Fig. 10—12 = Vergoldung. Auf Fig. 1—9 sind die Kerne grün, die Kapseln rot gefärbt.

Fig. 1. Reifes Spermium von Galathea squamifera.

Fig. 2. „ „ „ Eupagurus prideauxii.

Fig. 3. „ „ „ Portunus arctuatus. a = Seiten-, b = Vorderansicht.

Fig. 4. Spermium von Portunus arctuatus mit ausgestülpter Kapsel.

Fig. 5. „ „ Homola cuvieri.

Fig. 6. Dasselbe mit ausgestülpter Kapsel.

Fig. 7. Reifes Spermium von Lysmata seticaudata.
Fig. 8. Noch nicht voll entwickeltes Spermium von Sicyonia sculpta.
Fig. 9. Reife Spermien von Dromia vulgaris.
Fig. 10a—d. Normaler Ausstülpungsprozess bei Herbstia condyliata.
Fig. 11a. Reifes Spermium von Eupagurus prideauxii.
Fig. 11b, c, d. Normaler Kapselausstülpungsprozess (der Kopf ist nicht mit abgebildet); Fig. 11 = anormale Kapselausstülpung (der Kopf ist deformiert).
Fig. 12a. Die Kapsel des Spermiums von Galathea squamifera.
Fig. 12b. Aufgequollene, jedoch nicht ausgestülpte Kapsel.
Fig. 12c. Ausgestülpte Kapsel.

Inhaltsverzeichnis.

Aug. Weisbrod, Frankfurt a. M.




Archiv für Mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin

v. la Valette St. George in Bonn

W. Waldeyer in Berlin

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie

Siebenundsechszigster Band

Viertes Heft

Mit 10 Tafeln



Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1906



Ausgegeben am 30. März 1906.



Inhalt.

Aus dem physiologischen Institut der Tierärztlichen Hochschule, Dresden.
Prof. Dr. Ellenberger.

Beiträge zur makroskopischen und mikroskopischen Anatomie der Vagina und des Uterus der Säugetiere.

Von

Karl Beiling.

Hierzu Tafel XXX.

Der Uterus des Menschen und der Tiere war schon oft Gegenstand eingehender Untersuchungen, sowohl hinsichtlich der gröberen Strukturverhältnisse, als auch der histologischen Details. Man fand beim Vergleich der Gebärmutterwand mit der Wand anderer schleimhauttragender Hohlorgane insofern einen Unterschied, als im Uterus keine Submucosa an der Stelle nachgewiesen werden konnte, wo man sie sonst zu finden gewohnt war. Daher erregte auch die Muskulatur des Uterus, namentlich diejenige des menschlichen, die Aufmerksamkeit der Anatomen, weil dieselbe nach Lage der Verhältnisse bestimmend war für die Einteilung der Schichten der Uteruswand überhaupt. Die histologische Bestimmung der Wandschichten begegnete aber gerade beim Uterus des Menschen und im allgemeinen auch bei jenem der Tiere grossen Schwierigkeiten, weil einerseits beim Menschen die Muskulatur eine äusserst verworrene, nicht in Schichten gesonderte Masse darstellt, andererseits auch bei Tieren über die Schichtung der Muskulatur nicht leicht Klarheit erlangt werden kann. Es ist deshalb begreiflich, dass man hinsichtlich der Deutung der Uteruswandschichten zu keiner einheitlichen Auffassung kam. Auch die neueren Untersuchungen haben in dieser Richtung völlige Klarheit nicht gebracht.

Ebenso wenig übereinstimmend wie inbezug auf die Muskulatur sind auch die Angaben über die Wandschichten des Uterus, das Epithel, das Vorkommen von Wimpern, die Schleimbildung im Uterus usw.

Die Meinungsverschiedenheiten haben nach meinem Dafürhalten mehrere Gründe; einmal ist die histologische Struktur des Uterus je nach dem Alter des Individuums, der Tierart, dem Funktionszustand des Organs etc. verschieden; sodann ist zu beachten, dass an diesem Organ mehrere Abschnitte vorhanden sind, welche ganz verschiedene physiologische Funktionen zu erfüllen haben und welche sich demgemäss auch histologisch differenzieren. Beim Studium der Literatur ergibt sich jedoch, dass oft nur irgend ein Abschnitt, meist das corpus oder cornu uteri untersucht wurde, und dass dann aus den Ergebnissen der Untersuchung einzelner Teilstellen Schlüsse, und zwar meist unrichtige, auf die Beschaffenheit des ganzen Organs gezogen wurden.

Es ist erklärlich, dass der Uterus infolge der verschiedenen physiologischen Zustände (Brunst, Trächtigkeit etc.) mannigfachen Veränderungen unterworfen ist, wodurch jeweils wesentlich von einander abweichende Verhältnisse eintreten, welche zum Teil ihre Spuren zeitlebens hinterlassen. Man muss diese physiologisch begründeten Veränderungen des schwangeren Uterus kennen, um dieselben bei dem Vergleich mit dem jungfräulichen Organ richtig bewerten zu können.

Im allgemeinen behandeln die älteren Autoren den graviden Uterus des Menschen, und zwar aus dem Grunde, weil an diesem tatsächlich eine mehr oder weniger deutliche Sonderung der Schichten der Uteruswand sich erkennen lässt, während es am nicht schwangeren Uterus des Menschen grosse Schwierigkeiten macht, eine bestimmte Schichtung festzustellen. Aus diesem Grunde, d. h., weil man am Uterus des Menschen so schwer die Wandschichten erkennen konnte, sind die vergleichenden Arbeiten über diesen Gegenstand so sehr zahlreich. Man hoffte durch das Studium der zum Teil einfacher gebauten Tieruteri die Schichten des menschlichen entwirren zu können. Doch sind auch die Ansichten über die Uteri der Tiere keineswegs übereinstimmend, nicht nur hinsichtlich der mikroskopischen, sondern auch der makroskopischen Beschaffenheit derselben.

Am Uterus und an der Tube des Menschen unterscheiden die älteren Anatomen allgemein drei Schichten, die Serosa, die Muskularis und die Schleimhaut. Die Serosa stamme vom Bauchfell, die Muskulatur, die aus glatten Muskelzellen bestehe, lasse meist drei Lagen erkennen, von denen die mittlere sehr mächtig sei und viele Blutgefässe führe, namentlich während der Schwangerschaft. An der Vagina fehle die Serosa; demnach unterscheiden

die Autoren an der Wand derselben meist nur zwei Lagen, die Schleimhaut und die Muskularis, welche hier nur aus zwei Schichten besteht; als drittes Stratum wird manchmal noch eine lockere Adventitia erwähnt.

So unterscheidet Meckel (49) an der Vagina nur die Schleimhaut und die Faserhaut, welch' letztere der Muskel- und Gefässschicht des Uterus entspreche. An diesem beschreibt er zwei Lagen der Muskulatur, welche durch Gefässsubstanz mit einander verbunden seien, ebenso wie in der Tube, wo die äussere längs, die innere zirkulär verlaufe. Nur fand Meckel ein die beiden Muskelschichten der Tube trennendes gefässreiches Stratum nicht, ebenso wie Hildebrandt (29), welcher ein solches in den Tuben nur bei grösseren Säugetieren, nicht aber beim Menschen beschreibt, während er im Uterus zwischen den beiden dünnen konzentrischen Fleischfaserlagen eine lamellöse, gefässreiche, faserlose Schicht erwähnt.

Rosenmüller (56) negiert das Vorkommen von Muskelfasern im Uterus, welche nach ihm nur im schwangeren Organ vorkommen und dann mehrere konzentrische Lagen von Blutgefässen und Muskelfasern bildeten; dagegen seien Muskelfasern in der Tube stets vorhanden.

Arnold (1) unterscheidet an Vagina, Uterus und Tube drei Lagen, an der Muskulatur der Tube eine äussere längsgerichtete und eine innere Querfaserlage, an derjenigen des Uterus drei Schichten, von denen die mittlere Gefässe und Nerven einschliesse. Die äussere Schicht der Vagina sei eine lockere Zellgewebslage.

Denselben Befund berichten Gerlach (21), Kölliker (33) und Frey (18). Kölliker erwähnt, dass die Muskulatur der Vagina quere und Längsfasern erkennen lasse. Frey beschreibt die Schichtung der Vaginalwand näher; dieselbe setze die Struktur des Uterus fort und bestehe aus einer feinfaserigen, aussen mehr lockeren, innen festeren und an elastischen Elementen reichen Bindegewebshülle, einer nach innen folgenden Muskelschicht, welche nach aussen zirkulären, nach innen longitudinalen Faserverlauf aufweise, und endlich aus einer drüsenlosen Schleimhaut.

Abweichend von den älteren Anatomen gibt Kreitzer (36), welcher die Muskulatur am nicht schwangeren Organ studierte, eine andere Analyse der Uterusmuskulatur, indem er von einem am Orificium internum befindlichen Muskelring als Grundstock ausgeht; nach seiner Ansicht setze sich dieser Muskelring auf den Uterus fort als eine muskulöse gefässreiche Schicht, die er wegen ihres Gefässreichtums Stratum vasculare nennt. Derselben lagerten sich nach aussen zwei weitere Muskellagen an, das Stratum supravasculare und subserosum, nach innen das Stratum submucosum.

Von der Vagina des Menschen sagt Henle (27), die Struktur der Wand derselben sei nicht in allen Teilen die gleiche; er beschreibt ausser der bindegewebigen Adventitia eine drüsenfreie Schleimhaut und eine Muskularis, an welcher longitudinale und Kreisfasern nicht streng zu scheiden seien, doch herrschten gegen die innere Oberfläche die longitudinalen, nach aussen die Kreisfasern vor. An der Muskulatur des Uterus unterscheidet er drei Lagen, von denen eine gefässreiche Schicht die Mitte einnehme, und von welchen die äussere im Gegensatz zu den Angaben der meisten Autoren die

stärkste sei. In der Tube fand Henle ausser der Ringmuskelschicht eine dünne, nach aussen angelagerte Längsschicht.

Der Beschreibung der Vaginalmuskulatur durch Henle widerspricht diejenige von Robin und Cadiat (55a), welche die innerste Muskellage als zirkulär verlaufend schildern.

Man war, wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, der Ansicht, die Wand des Genitaltraktus baue sich auf aus Schleimhaut, Muskularis und Serosa, bezw. Adventitia. Dabei wird von allen Autoren betont, dass die Befestigung der Schleimhaut auf ihrer Unterlage in anderer Weise erfolge als in den meisten Organen mit Schleimhäuten, indem hier eine die Schleimhaut mit der Muskularis verbindende lockere Bindegewebsschicht, also eine Submucosa, fehle. Die Verbindung dieser beiden Lagen werde durch gegenseitigen Austausch ihrer Elemente hergestellt und sei so fest, dass eine Trennung derselben nicht möglich sei. Dieses Fehlen einer Submucosa, das als Charakteristikum der Uterusschleimhaut aufgefasst wurde, war der Anlass dazu, dass man Zweifel hegte, ob die Uterusschleimhaut überhaupt den Schleimhäuten zuzurechnen sei. Man liess deshalb eine Zeitlang diese Frage offen, wie denn z. B. Snow-Beck (61) nur von weichem Gewebe im Gegensatz zu dem kontraktilen Gewebe spricht. In dieser Unsicherheit, die Schichten des Genitaltraktus, speziell des Uterus, histologisch zu deuten, trat Williams (69) 1875 mit einer neuen Auffassung hervor, indem er auf Grund vergleichend-anatomischer Untersuchungen, besonders an Uteri von Schafen und Rehen, die Ansicht vertrat, die Wand des Uterus habe keine Schleimhaut, sondern sei in toto als solche zu betrachten, an welcher das Stratum vasculare Kreitzers, also die gefässreiche muskulöse Zwischenschicht die Submucosa darstelle; die nach innen von diesem liegende Muskulatur sei nichts anderes als eine stark entwickelte Muscularis mucosae, die ausserhalb desselben liegende dagegen die eigentliche Muscularis uteri. Er setzte damit die Uteruswand in Vergleich mit derjenigen des Darmkanals und forderte für jene dieselben Bedingungen wie für diese, also vor allem eine Submucosa und eine ausserhalb des die Drüsen beherbergenden Stratums liegende Muscularis mucosae.

Bevor ich auf diese Ansicht Williams' näher eingehe, will ich kurz die älteren Beschreibungen der Uteri von Tieren anführen.

Meckel (49) fand den Uterus der Säugetiere im Gegensatz zu demjenigen des Menschen, bei welchem Muskelfasern erst zur Zeit der Schwangerschaft von ihm beobachtet wurden, in allen Perioden deutlich muskulös. Er unterscheidet an der Muskulatur zwei Schichten, eine äussere longitudinale und eine innere quere Lage, die vielfach verflochten erscheinen und sich in der Schichtung mehrmals wiederholen.

Burckhardt (7) beschreibt am corpus und cornu uteri fünf Häute, von innen nach aussen: 1. Die Schleimhaut, 2. eine Membrana supramuscularis, eine Zellgewebsschicht, in welcher sich die Spiralgefässe (d. h. die Uterindrüsen) ausbreiten, und welche die äussere Lage der Schleimhaut darstellte, 3. die Tunica muscularis interna, quere und zirkuläre Muskelbündel, welche durch die anatomische Ausbreitung der Blutgefässe von der vierten

Haut, der längs verlaufenden Tunica muscularis externa, getrennt sei. Als fünfte Membran folge die Serosa. Im Grund genommen finden wir also auch hier dieselben Angaben wie sonst: Schleimhaut, die durch das Stratum vasculare in zwei Lagen geschiedene Muscularis und die Serosa.

Am collum uteri beschreibt Burckhardt nur drei Schichten, und sonderbarerweise bezeichnet er als diese das Epithel, die Schleimhaut und die fibröse Haut.

Kilian (32) gibt folgende Schilderung des Uterus der Tiere: Die Wand bestehe aus Serosa, Muskularis und Schleimhaut: die Hälfte der Dicke des Uterus bilde die Muskulatur. Von dem Gefäßstratum erwähnt derselbe nichts.

Eine ausführliche Beschreibung der Verhältnisse des Genitaltraktus der Säugetiere findet sich in dem Franckschen Lehrbuch der Anatomie (16). Die Wand des Genitalkanals bestehe aus Serosa, Muskularis und Schleimhaut. Die vom Bauchfell stammende Serosa überziehe auch den kranialen Teil der Vagina. Die Muskulatur bestehe aus einer äusseren dünneren Längsschicht und einer inneren dickeren Kreisfaserlage. Die äussere Lage gehe direkt auf die Vagina über, die innere bilde am Halse einen Schliessmuskel. Beim Rind sei die Kreisfaserlage deutlich in zwei Schichten geschieden. Diese Trennung gehe über den Gebärmutterhals hinweg. Auch beim Rinde setze sich die äussere Muskulatur, bestehend aus Längsfasern und der äusseren Hälfte der Kreisfaserlage direkt auf die Scheide fort, die innere Ringschicht bilde am Halse den Sphinkter. Die Muskulatur bestehe aus Längs- und Kreisfasern, vermischt mit vielen fibrösen und elastischen Elementen. Die Kreisfaserlage werde nach hinten zu stärker. Auf die Muskulatur folge nach aussen eine starke, bindegewebige Adventitia, bezw. im vorderen Teil der Vagina das Bauchfell als Serosa.

Es wird demnach hier die Ansicht vertreten, die der Vagina und dem Uterus gemeinsame Muskulatur sei die ausserhalb des Stratum vasculare gelegene Muskelschicht, wogegen die innere Lage nur vom Muttermund an nach vorwärts bestehe.

Während nach dem Vorstehenden die älteren Autoren die Wand des Genitalkanals sowohl beim Menschen, als auch bei den Tieren aus einer Schleimhaut, einer zweischichtigen Muskularis und einer Serosa bezw. Adventitia bestehend beschreiben, fasste Williams, wie schon erwähnt die gesamte Wand mit Ausnahme der externen Muskulatur und Serosa, als Schleimhaut auf. Diese Ansicht ist nach Lage der Verhältnisse bei denjenigen Tieren, welche Williams zu seinen Untersuchungen benutzte, ganz erklärlich; insbesondere können die gerade im Uterus des Schafes ausserhalb des Stratum vasculare gelegenen zwei Muskelschichten dazu verleiten, diese als die eigentliche Muskulatur des Uterus aufzufassen und demnach alles nach innen Gelegene zur Schleimhaut zu rechnen, wonach die Deutung der verbindenden bindegewebigen Gefäßschicht als Submucosa nur konsequent erscheint.

Kurze Zeit später, im Jahre 1878 nahm Ellenberger (9) die Ansicht Williams' auf und führte dieselbe systematisch für eine ganze Reihe von

Tieren durch und übertrug dann die Resultate seiner Untersuchungen auf die Verhältnisse des menschlichen Uterus.

Ellenberger geht auf vergleichend-anatomischem Wege in der Weise vor, dass er den Uterus des Kalbes, des Schafes, der Ziege, des Schweines und des Pferdes beschreibt, weiterhin den der Nager, Insektivoren, Karnivoren und Primaten untersucht. Er geht also von einem kompliziert gebauten Organ aus, um dann erst die einfacher gebauten Uteri einer Betrachtung zu unterziehen. Hierin liegt ein Grund zu Ellenbergers Deutung der Uterusschichten, weil eben die beim Kalbe tatsächlich ausserhalb des Stratum vasculare vorhandenen zwei Muskelschichten dazu führen können, diese als die eigentliche Muscularis uteri anzusehen. Der Hauptgrund zu Ellenbergers Ansicht aber ist in dem Bestreben zu suchen, die objektiven Tatsachen unter ein bestimmtes Schema, eben das einer echten Schleimhaut, speziell des Darmes, unterzuordnen, in welchem eine gesonderte Muscularis mucosae vorhanden ist. Die Gefäßschicht des Uterus sprach er auch deshalb als Submucosa an, weil diese wie im Darmkanal die Gefässe und Nerven führe, also die Membrana vasculosa et nervea sei.

Scheinbar begeht Ellenberger damit, dass er die Muscularis externa, die er selbst als peritonealen Ursprungs und als etwas Angelagertes definiert, als die eigentliche Muscularis uteri erklärt, einen Widerspruch. Indessen ist dem nicht so, denn er sagt in seiner Definition der Schichten einer Schleimhaut, speziell auch des Darmes, die eigentliche Muscularis dieser Organe sei stets etwas Angelagertes, für sich Bestehendes, während die Muscularis mucosae der Schleimhaut selbst eingelagert erscheine. Im Darme liege diese, ebenso wie im Uterus, innerhalb des submucösen Gewebes direkt unter den Drüsen. Der einzige Unterschied zwischen Darm und Uterus sei der, dass die Muscularis mucosae im letzteren sehr stark entwickelt sei.

Die nähere Kritik der Arbeiten von Williams und Ellenberger werde ich erst nach Mitteilung meiner eigenen Untersuchungsergebnisse bringen.

Eichbaum stellt sich in seinem Aufsatz „Die weiblichen Geschlechtsorgane" in dem Handbuch der vergleichenden Histologie von Ellenberger (10) ganz auf den Standpunkt des letztgenannten Autors; er beschreibt an Eileiter, Uterus und Vagina drei Schichten, Schleimhaut, Muskularis und Serosa. Bezüglich des Uterus sagt Eichbaum: „Die Drüsenschicht der Uterusschleimhaut wird nach aussen von einer Muskelschicht begrenzt, welche von Ellenberger als Muscularis mucosae gedeutet, von anderen dagegen wegen ihrer auffallend starken Entwicklung zur Muskularis der Uteruswand gerechnet wird. Sie setzt sich am Ende der Hörner in die Eileiter fort und ebenso, erheblich verdickt, in das collum uteri und besteht aus zirkulär angeordneten glatten Muskelfasern, welche auf dem Längsschnitt durch fibrilläre Bindegewebszüge in zahlreiche, stärkere und schwächere Bündel zerlegt erscheinen. Die oberflächlichen Schichten der Muscularis umgeben die blinden Enden der Utriculardrüsen und strahlen in die Mucosa ein.

Ausserhalb dieser Muskelschicht vereinigen sich die in letzterer verlaufenden Bindegewebszüge zu einem zusammenhängenden, von elastischen Fasern durchzogenen Stratum, welches indessen bei einzelnen Haustiergattungen nur spärlich entwickelt und oft nur durch die Lage der grossen Gefässe angedeutet ist (Stratum vasculare). Diese Bindegewebsschicht, die in unmittelbarer Nähe der Muscularis ein dichteres Gefüge zeigt wie weiter nach aussen, entspricht der Submucosa anderer Schleimhäute. Sie verbindet die Mucosa, resp. die Muscularis mucosae mit einer nach aussen liegenden Muskelschicht, welche aus einer inneren zirkulären und einer äusseren longitudinalen Lage zusammengesetzt ist und durch äusserst sparsames Bindegewebe mit dem serösen Überzug in Verbindung steht. In vielen Fällen fehlt die letzterwähnte Bindegewebsschicht vollkommen, und Muscularis und Serosa stossen nicht nur unmittelbar an einander, sondern es treten sogar Muskelfasern in die letztere ein. Die letzterwähnte Muskelschicht tritt mit dem Ligamentum latum an die Uterushörner heran und stellt gewissermassen verstärkte Platten der zwischen den beiden Blättern des erwähnten Bandes vorkommender Muskelfasern dar.“

Am collum uteri beschreibt Eichbaum eine innere zirkuläre und die äussere longitudinale Muskelschicht.

Bezüglich der Muskulatur der Vagina sagt Eichbaum: „Die Muscularis vaginae lässt eine innere zirkuläre, mit der Schleimhaut in Zusammenhang stehende, und eine äussere longitudionale Schicht organischer Muskelfasern unterscheiden. Beide stellen Fortsetzungen der Uterusmuskulatur dar. Es lässt sich leicht feststellen, dass diese letztere am collum uteri sich mit ihrer zirkulären Innenschicht, der muscularis mucosae nach Ellenbergers Auffassung, an der Bildung des zirkulären Sphinkters beteiligt, während die beiden übrigen Schichten über dieses hinweg ohne Unterbrechung in die Wand der Vagina übergehen. Sie sind auch hier durch eine schwache, Blutgefässe führende Bindegewebsschicht miteinander verbunden, welche zahlreiche zu Bündeln vereinigte elastische Fasern enthält.

Beide Muskelschichten, besonders aber die innere, nehmen im weiteren Verlaufe nach hinten an Mächtigkeit zu. Es ist hierbei jedoch zu bemerken, dass schon vor Einmündung der Urethra die oben angegebene regelmässige Schichtung aufgehört hat; ein grosser Teil der longitudinalen Bündel tritt in die zirkuläre Schicht hinein, drängt die Bündel auseinander und verläuft zum Teil in longitudinaler Richtung, zum Teil treten dieselben in schiefer Richtung in die Schleimhautfalten ein. Ein Durchschnitt durch die Scheide in der Gegend nasal von der Urethra-Einmündung zeigt somit den verschiedensten Verlauf der Muskelbündel. In der Nähe der Schleimhautoberfläche sind es zumeist longitudinal oder schräg verlaufende Bündel, hierauf folgen zirkuläre mit longitudinalen abwechselnd, und endlich am meisten nach aussen longitudinale Mukelfasern. Die in der Nähe des collum uteri vorhandene, beide Muskellagen trennende Bindegewebsschicht ist an dieser Stelle nicht mehr zu unterscheiden. Die grösseren, meist in der Längsrichtung verlaufenden Gefässe liegen hier, in unregelmässiger Weise angeordnet, in den zwischen den Muskelbündeln reichlich vorhandenen Bindegewebszügen.“

In dieser Schilderung ist von besonderem Interesse, dass hier die Ansicht geäussert wird, als ob die externe, peritoneale Muskulatur sich im kaudalen Abschnitt der Vagina durch die Fortsetzung des Stratum vasculare hindurch mit der zirkulären Muskelschicht vereinige, eine Auffassung, welche sich auch in anderen Beschreibungen, wenn auch nicht so deutlich ausgesprochen, findet.

Der Ansicht Williams' und Ellenbergers trat 1891 Sobotta (62) entgegen, indem er auf Grund von vergleichenden und embryologischen Untersuchungen die Gefäßschicht als Subserosa, nicht als Submucosa erklärte, ein Gedanke, dem übrigens auch Ellenberger schon näher getreten war. Den Beweis für die Richtigkeit seiner Angaben, dass das Stratum vasculare nicht als Submucosa aufzufassen sei, und dass die Kreisfaserschicht nicht die Muscularis mucosae, sondern die Eigenmuskulatur des Uterus sei, sucht Sobotta in der Hauptsache dadurch zu führen, dass er feststellt, dass die innerhalb des Stratum vasculare gelegene Muskelschicht die einzige sei, welche dem Verlauf des Genitaltraktus, soweit derselbe aus den Müllerschen Gängen entstehe, völlig folge, und dass die externe Muskulatur etwas adventitielles darstelle, die sich auf Vagina und Tube, welche doch denselben Ursprung hätten wie der Uterus selbst, nicht fortsetzten.

Sobotta geht von dem von ihm als einfachsten Uterustypus befundenen Nageruterus aus, speziell von dem Uterus bipartitus des Kaninchens, dessen Uterushorn er seinen Untersuchungen zugrunde legt. Er findet hier ganz einfache Verhältnisse, nämlich die Schleimhaut, umgeben von einer zirkulären Muskellage, darauf durch Vermittelung einer gefässreichen Bindegewebsschicht die Serosa, welche eine eigene, längsgerichtete Muskulatur habe. Er hebt hierbei hervor, dass die innerhalb der Gefäßschicht gelegenen Gewebe sich nicht in die Bänder des Uterus fortsetzen, an deren Bildung nur die Gefässlage und das Bauchfell mit seiner Muskulatur sich beteiligen. Er erklärt demnach die Gefäßschicht des Uterus und das zwischen den Platten der Uterusbänder liegende Bindegewebe als zusammengehörig. Diese hätten aber mit dem Uterus als solchem nichts zu tun, könnten also auch nicht als Schichten der Wand desselben bezeichnet werden.

Auf die Ergebnisse der Sobottaschen Untersuchungen werde ich später noch näher zurückkommen.

Von neueren Arbeiten über den Tieruterus ist noch zu nennen diejenige von Storch (64). Nach diesem besteht die Wand des Uterus aus Mucosa, Muscularis und Serosa. Die Muskulatur bestehe aus zwei Lagen, einer inneren stärkeren zirkulären und einer äusseren schwächeren longitudinalen. Zwischen den Muskelbündeln befänden sich Bindegewebsfasern und Zellen, wodurch die Verbindung mit der Schleimhaut hergestellt werde. Nach aussen von der Kreisfaserlage häufe sich dieses Bindegewebe zum Stratum vasculare an, welches beim Kalbe innerhalb der Ringfaserlage liege, wodurch letztere geteilt erscheine. Diese Trennung sei aber nicht immer deutlich. Zu der Auffassung Ellenbergers nimmt Storch keine Stellung, doch beschreibt er die externe Muskulatur durch eine starke Bindegewebslage mit der Serosa verbunden und nennt diese Bindegewebsschicht, die also ausserhalb der peritonealen Muskulatur liegt, Subserosa.

Martin (47) gibt in der sechsten Auflage des Franckschen Lehrbuches der Anatomie folgende Darstellung: „Uterus und Tube bestehen aus Mucosa, Muscularis und Serosa. Die Muscularis lässt eine innere zirkuläre und eine äussere Längschicht erkennen, welch letztere in der Tube ziemlich dünn ist. Zwischen beiden Muskellagen befindet sich das Stratum vasculare. Die zirkuläre Schicht erscheint sowohl gegen die Schleimhaut als auch gegen das Stratum vasculare nicht scharf abgegrenzt, indem dieselbe Fasern in beide Lagen sendet. Bei den Wiederkäuern gehen diese Fasern in eine zweite, ausserhalb des Stratum vasculare gelegene Kreisfaserlage über." Beim Pferd findet Martin in der inneren Kreisfaserschicht noch viele Längszüge. Die externe Muskulatur sei mit der Serosa fest verbunden. Martin nennt dieselbe deshalb eine subseröse Muskulatur.

Von der Vagina sagt Martin: „Die Vaginalwand baut sich aus denselben Schichten auf wie diejenige des Uterus und der Tube, nur wird hier die Serosa teilweise vermisst. Die Muskularis lässt eine innere stärkere Kreisfaserlage und eine äussere schwächere längsgerichtete Schicht erkennen, welche beide mit den entsprechenden Schichten des Cervix und des Uterus zusammenhängen. Beide Schichten sind durch eine an Blutgefässen reiche Lage voneinander getrennt. Kaudal wird die Muskulatur stärker, die Faserrichtung weniger regelmässig, die trennende Bindegewebsschicht verliert sich ebenfalls."

In den mir sonst noch zugänglichen Werken der Veterinär-Anatomie und -Histologie, so Leyh (44), Schwab (59), Gurlt (23), Leisering-Müller (40) etc. finden sich keine weiteren beachtenswerten Angaben bezüglich der mich beschäftigenden Fragen, ebenso in den Lehrbüchern der Physiologie, von denen ich Bruckmüller und Polansky (6), Hering (28), Munck (51) nenne, und in jenen der Geburtshilfe Franck (17), Harms-Schmaltz-Eggeling (57) etc. Auf einzelne spezielle Angaben werde ich gelegentlich der diesbezüglichen eigenen Mitteilungen zu sprechen kommen.

Das bisher gesagte soll lediglich als orientierende Übersicht über die bis jetzt zum Ausdruck gekommenen Ansichten über die Schichtung der Vaginal- und Uteruswand dienen, ohne

dass es mir darauf ankam, eine erschöpfende Angabe über die gesamte einschlägige Literatur zu machen oder hier schon auf die Einzelheiten der in Betracht kommenden Arbeiten einzugehen. Die Literatur bis 1879 hat Ellenberger vollständig zusammengestellt; aus der neueren Literatur werde ich alle wesentlichen, d. h. für mein Thema wichtigen Veröffentlichungen, soweit dies im Vorstehenden nicht bereits geschehen ist, berücksichtigen.

Ellenberger hat nun aber seit 1879 noch mehrfach Gelegenheit genommen, sich über den Bau der Uteruswand auszusprechen und hat dabei seine früheren Anschauungen modifiziert. Diese Auslassungen finden sich in dem Handbuch der Anatomie von Leisering, Müller und Ellenberger (41) vom Jahre 1881 (5. Auflage der Gurltschen Anatomie, ebenso 6. und 7. Auflage desselben Werkes), dann in der von Ellenberger und Müller bearbeiteten 8. Auflage dieses Handbuches wie auch in der 9. und 10. Auflage, verfaßt von Ellenberger und Baum (15). Weitere Angaben macht Ellenberger in seinem Grundriß der Histologie vom Jahre 1888 und in der von Ellenberger und Günther (13) herausgegebenen 2. Auflage dieses Buches vom Jahre 1901, während er in seinem Handbuch der Physiologie 1892 (11) keine weiteren Mitteilungen über diesen Gegenstand macht.

In dem Grundriss der Histologie (12), 1. Auflage, welche im Jahre 1888 erschienen ist, äussert sich Ellenberger schon in anderer Weise über den Aufbau der Uteruswand als 1879. Er sagt:

„Die Wand des Uterus besteht aus Mucosa, Muskularis und Serosa. Die nach aussen an die Drüsenschicht anschliessende Muskelschicht (Muscularis mucosae sive subglandularis) ist verhältnismässig sehr stark und besteht aus zirkulär angeordneten glatten Muskelfasern und sendet Faserbündel in die Propria hinein. Ihr folgt nach aussen eine dünne, sehr viele und starke Gefässe enthaltende Bindegewebslage (Stratum vasculare sive submucosum), die bei einzelnen Haustierarten fast ganz fehlt und nur durch die reichlich zwischen unregelmässig verlaufenden Muskelbündeln liegenden Gefässe markiert ist. An das Stratum vasculare schliesst sich die Muskelhaut an (die Muscularis externa), welche bedeutend dünner ist als das innere Muskelstratum, aus einer inneren zirkulären und einer äusseren longitudinalen Lage besteht und mit der Muskulatur der Ligamenta lata in Verbindung steht. Sie ist nach aussen an die Serosa befestigt."

Es erinnern nur die in Klammern stehenden Worte (Stratum submucosum und Muscularis mucosae) an seine frühere Ansicht.

Ungefähr in demselben Sinne äussert sich Ellenberger in den nach 1888 erschienenen Auflagen des Gurltschen Lehrbuches der Anatomie. Es geht daraus hervor, dass er seine Ansicht über die Deutung der Circulärmuskelschicht als Muscularis mucosae schon 1888 nicht mehr aufrecht erhielt und dass er auf die von ihm früher gegebene Deutung der Schichten überhaupt wenig Wert legte.

In der von Ellenberger und Günther bearbeiteten 2. Auflage des Grundrisses der Histologie wird der Aufbau der Uteruswand folgendermaßen geschildert:

Die Wand des Uterus bestehe aus Schleimhaut, Muskularis und Serosa. Der ersteren folge ohne Vermittelung einer Submucosa eine aus einer starken Kreisfaserlage und einer dünnen Längsschicht gebildete Muskularis; dazwischen, also da, wo in anderen Organen (Magen, Darmkanal etc.) das sehr dünne, bindegewebige Stratum intermusculare liege, befänden sich die in den genannten anderen Organen in der Submucosa vorhandenen Gefässe, Nerven etc. Zwischen den Gefässen lägen Muskelfasern verschiedener Richtung, die nach innen ohne Grenzen in die Kreisfaserschicht übergingen, nach aussen bei manchen Tieren oft als eine besondere, zwischen Gefässschicht und Längsfaserlage eingeschobene Kreisfaserschicht aufträten. Die externe Muskulatur sei eine Muscularis serosae. Die Collum-Muskulatur sei sehr stark und bestehe aus innerer Kreis- und äusserer Längsschicht, welch letztere in die Muscularis vaginae übergehe.

Die Vagina bestehe ebenfalls aus Schleimhaut, Muskularis und Adventitia, bezw. Serosa. Die Muskulatur weise eine innere zirkuläre und eine äussere longitudinale Schicht auf. Die erstere setze die Kreisfaserlage von Uterus und Tube fort. Zwischen beiden Muskellagen befinde sich eine gefässreiche und elastische Fasern führende Bindegewebsschicht. Die Kreisfaserlage werde nach hinten stärker und verworren.

Seinen gegenwärtigen Standpunkt zur Frage der Deutung des Stratum vasculare präzisiert aber Ellenberger in einer besonderen Fussnote auf Seite 194 seines Grundrisses, die ich hier wörtlich folgen lasse:

„Das Stratum vasculare (Gefässschicht) wird von einigen Autoren als die Submucosa zur Schleimhaut, von anderen als Subserosa zum peritonealen Überzuge gerechnet. Für beide Anschauungen lassen sich Gründe angeben. Sicher festgestellt ist durch meine (Ellenberger) und später durch Sobottas Untersuchungen, dass diese Gefässschicht direkt in die Subserosa des Ligamentum latum übergeht, bezw. dessen Fortsetzung ist, und dass die äussere Längsfaserschicht des Uterus im direkten Zusammenhange mit der Muskulatur des Ligamentum latum uteri

steht. Bei manchen Tierarten ist die Gefässschicht eine sehr deutliche, Gefässe führende Bindegewebsschicht, bei anderen ist sie so reich an Muskelfasern, dass sie ohne Grenze in die Nachbarschichten übergeht; beim Menschen und den Affen kann sie als besondere Schicht nicht nachgewiesen werden, bei ihnen ist die äussere Längsfaserschicht rudimentär oder fehlt ganz; sie besitzen aber eine innere submucöse Längsfaserschicht."

Auch bezüglich des Baues und der Funktionen der Drüsen hegt Ellenberger Zweifel über die Richtigkeit seiner früheren Angaben, weil zur Zeit seiner Untersuchungen die histologische Methodik nicht so ausgebildet war, wie dies gegenwärtig der Fall ist, und weil man die tinktoriellen Methoden des Nachweises des Mucins in den Zellen und des Nachweises von Sekretkapillaren, Kittleisten, Centrosomen und dergleichen damals noch nicht kannte. Vor allem erscheint es Ellenberger zweifelhaft, ob sich in der Uterusschleimhaut und seinen Drüsen ein echtes oder überhaupt ein Flimmerepithel findet.

Bei der Verschiedenheit der Ansichten der Autoren über den Bau, speziell über die Schichten der Uterus- und Vaginalwand und deren Deutung, und bei der grossen Zahl der darüber noch bestehenden Kontroversen hielt es mein ehemaliger Lehrer, Professor Ellenberger für notwendig, dass neue, systematisch durchgeführte, vergleichende Untersuchungen über diese Fragen angestellt würden. Bei meinen Untersuchungen bezweckte ich vor allen Dingen, die Schichtung der Wand des Genitalkanals, soweit derselbe sich aus den Müllerschen Gängen (dem canalis et sinus genitalis) entwickelt, makroskopisch und mikroskopisch festzustellen. Dabei liess ich es mir besonders angelegen sein, die einzelnen Schichten lückenlos durch den ganzen Traktus von der Mündung der Urethra bis zum Abdominalende der Tuben zu verfolgen, um den von vielen Untersuchern gemachten Fehler zu vermeiden, aus dem Bau von Teilstücken auf die Struktur des ganzen Organs zu schliessen.

Neben dieser Hauptaufgabe der Feststellung der Schichtung, des gesamten Aufbaues der Wand des Genitaltraktus, habe ich mein Augenmerk noch auf die Lösung einiger anderer Fragen gerichtet, so des Vorkommens von Schleim und des Vorhandenseins von Wimpern im Uterus, ohne aber auf eine weitere

Untersuchung der feineren Struktur der Uteruswand, seiner Gefässe, Nerven usw. einzugehen.

Methode der Untersuchung.

Ich wählte den vergleichend anatomischen Weg; dabei bezogen sich meine Untersuchungen auf einen oder mehrere Repräsentanten der einzelnen zoologischen Ordnungen. Da nun selbst in den einzelnen Tierklassen verschiedene Uterustypen gefunden werden, so kam es mir in der Hauptsache darauf an, mehr nach den Uterusformen als nach der zoologischen Einteilung zu untersuchen.

Bearbeitet wurden Maulwurf, Ratte, Kaninchen, Meerschweinchen, Hund, Katze, Schwein, Kalb, Kuh, Schaf, Ziege, Reh, Pferd und zwei Affen, der Orang und der Klammeraffe (Ateles). Den menschlichen Uterus liess ich unberücksichtigt.

Ich ging, ähnlich wie Sobotta, von dem histologisch am einfachsten gebauten Uterus, dem der Insektivoren und Nager aus, um von diesen auf die komplizierter gebauten Formen überzugehen.

Die Organe wurden möglichst frisch in heiss gesättigter Sublimat-Kochsalzlösung oder auch in 5% Lösung von Kalium bichromicum fixiert und darauf in Alkohol von steigender Konzentration gehärtet. Das überschüssige Sublimat wurde durch öfteres Wechseln des Alkohols, welchem Jodtinktur zugesetzt war, entfernt. Die Einbettung wurde meist in Paraffin, nur in wenigen Fällen in Celloidin vorgenommen. Ich habe gefunden, dass selbst stark muskulöse Uteri sich in Paraffin ganz gut schneiden lassen, wenn man mit weichem Paraffin (48—50° Schmelzpunkt) arbeitet und bei warmem Wetter mit schräg gestelltem Messer schneidet.

Bei der Untersuchung selbst wurde in der Weise verfahren, dass das ganze Organ von der Mündung der Urethra ab bis an das Ende der Tube mit dem Mikrotom zerlegt wurde. Durchschnittlich jeder fünfte Schnitt wurde mikroskopisch untersucht. Bei Pferd und Rind wurde der Uterus in ca. zentimeterdicke Scheiben zerlegt, jede zweite Scheibe mit dem Mikrotom zerschnitten und etwa jeder fünfzehnte Schnitt untersucht. Alle Schnittserien wurden zur Hälfte mit Hämatoxylin oder Picrocarmin behufs Gewinnung von Übersichtsbildern, zur Hälfte mit verschiedenen Schleimfarben auf Schleim gefärbt.

Zur Färbung der Strukturbilder verwandte ich zumeist Böhmers Hämatoxylin und zwar ohne Nachfärbung mit Eosin oder einer sonstigen Plasmafarbe. Es gelingt dabei nach meinem Dafürhalten sehr gut, die Richtung der glatten Muskulatur festzustellen. Daneben bediente ich mich mit Vorteil des Picrocarmins, namentlich da, wo es sich um die Unter-

scheidung von Muskulatur und Bindegewebe handelte. Im übrigen wandte ich zu speziellen Zwecken die verschiedensten Färbemethoden an, z. B. die Eisenalaun-Hämatoxylinmethode etc.

Besondere Berücksichtigung bei meinen Untersuchungen fanden die Übergangsstellen im Genitaltraktus, Pars vaginalis, cervix, corpus etc. Den Übergang der Vagina in das Vestibulum, sowie letzteres selbst liess ich ausser Betracht.

Ausser auf dem Wege der mikroskopischen Untersuchung habe ich die hierbei gewonnenen Resultate bei erwachsenen grossen Wiederkäuern, Pferden etc. durch folgende Methode in ebenso einfacher wie erfolgreicher Weise ergänzt, da das Studium der Wandschichten durch mikroskopische Schnittserien in Anbetracht der Länge und des Umfanges der in Frage kommenden Organe mit grossen Schwierigkeiten verknüpft ist. Ich hielt die möglichst frischen Uteri von Rindern, Pferden und Schweinen 10—15 Minuten in kochendem Wasser, dem eine geringe Menge Kochsalz zugefügt war. Sodann kühlte ich die Organe in kaltem Wasser schnell ab. An den so behandelten Objekten werden die allgemeinen Strukturverhältnisse in sehr übersichtlicher Weise dem unbewaffneten Auge sichtbar, da sich an ihnen die einzelnen Schichten sowohl hinsichtlich der Gewebsart als auch der Faserrichtung sehr gut markieren. Nachheriges Einlegen der so gewonnenen Präparate in schwache Formalinlösung differenziert die Schichten noch besser.

Maulwurf — Talpa europaea.

(Insectivora.)

Die Vagina des Maulwurfs stellt einen verhältnismässig weiten, etwas in die Breite gezogenen Kanal dar, dessen Wand drei Schichten, eine Tunica mucosa, muscularis und fibrosa unterscheiden lässt. Die innerste bindegewebige Schicht ist den sogenannten kutanen Schleimhäuten zuzurechnen; sie besteht in ihrem Stratum proprium aus einem bindegewebigen, ziemlich zellreichen Geflecht, dem nach innen als Begrenzung des Lumens eine mehrfach geschichtete Plattenepithellage aufliegt, deren oberste Schicht eine Färbung der Kerne nicht mehr annimmt. Man kann an dem Epithel deutlich die Keimschicht von der verhornten Lage unterscheiden. Der Papillarkörper ist schwach entwickelt. Unter dem Epithel häufen sich die rundlichen, leukozytären Zellen im Stratum proprium meist zu einer mehr oder weniger deutlichen Schicht an, während die tieferen Lagen mehr fibrillären Charakter haben. Um die Schleimhaut, welche im ganzen Verlauf der Vagina Drüsen nicht erkennen lässt, liegt eine ziemlich

regelmäßig zirkulär angeordnete, hier und da durch Bindegewebszüge in Schichten, bezw. Membranen gespaltene Lage glatter Muskulatur, die etwa die Hälfte der Stärke der Propia mucosae besitzt. Auf die Muskulatur folgt nach aussen als konjunktives Gewebe eine lockere Bindegewebsschicht, eine Tunica fibrosa sive adventitia, die wenige kleine Gefässe führt. Die Muskularis sendet Fasern in die Adventitia und in das Gewebe der Mucosa und tritt deshalb nach innen und aussen nicht scharf begrenzt in die Erscheinung. Im kranialen Abschnitt der Scheide überzieht das Bauchfell mit einer Schicht längsfaseriger, ebenfalls glatter Muskulatur den Traktus mit einem dorsalen und einem ventralen Blatt. Die peritoneale Muskulatur liegt dem Bauchfell dicht an, ohne Vermittelung einer besonderen Bindegewebslage (Subserosa) und wird von der Kreisfaserschicht durch die Fortsetzung der Adventitia, das Stratum vasculare, getrennt. Diese Trennung tritt im Uterus deutlicher als in der Vaginalwand hervor, da in der Uteruswand die intermuskuläre Bindegewebsschicht infolge der Zunahme und Mächtigkeit der Gefässe mehr in die Erscheinung tritt. Wegen des Gefässreichtums wurde diese Schicht im Uterus des Menschen von Kreitzer sehr zweckmäßig Stratum vasculare genannt, welche Bezeichnung Ellenberger sinngemäß für den Uterus der Tiere ebenfalls anwandte. Auch von mir soll dieselbe, wie schon erwähnt, beibehalten werden.

Im Verlauf der Vagina beobachtet man ungefähr acht breite Längsfalten der Wand, die sich nicht nur auf die Mucosa erstrecken. Man findet vielmehr in jeder dieser Falten auch eine relativ starke Muskelschicht, indem nämlich von der Kreismuskellage aus starke Muskelbündel in Form stumpfer Kegel in diese sich vorwölben, bezw. ausstrahlen. Kranialwärts flachen diese Falten allmählich ab bis auf eine derselben, welche im Gegensatz zu jenen, stetig an Grösse, d. h. an Breite und Höhe zunimmt. Diese Vorbuchtung oder Falte wölbt sich von der dorsalen Wand in das Lumen der Vagina vor, wodurch dasselbe im Querschnitt eine halbmondförmige Gestalt annimmt. Mit der Grössenzunahme der Falte ist natürlich eine bedeutende Verengerung des Lumens verbunden. In der Struktur der Wand hat sich dabei nichts Wesentliches geändert, die Kreismuskelschicht ist nur sehr viel stärker geworden, wodurch der Querschnitt des Rohres, der in dem kaudalen Abschnitt queroval ist, mehr kreisrund wird.

Diese Stelle des Kanals stellt den Uebergang der Vagina in den Uterus dar, was sich durch den Wechsel des Epithels dokumentiert. Das geschichtete Plattenepithel der Scheide wird zunächst einschichtig und dann werden die Zellen dieser Schicht höher; dabei beobachtet man die ersten Anfänge dieser Umbildung des Epithels fast regelmäßig an der Seitenwand, während oben und unten das Plattenepithel sich erhält und zapfenähnlich zwischen die seitlichen, Zylinderepithel tragenden Partien in den Uterus hineinragt. Mit der Umwandlung des Epithels treten auch in der Wand des Kanals, namentlich in der oben beschriebenen Längsfalte tiefe Einschnitte

(Furchen) auf, in deren Grund bald die ersten Anfänge von Drüsen erscheinen. Die Falte verschwindet dann sehr rasch.

Kurz nach dem Erscheinen der Drüsen teilt sich das Rohr in die beiden Uterushörner, indem sich zunächst nach einer schon äusserlich erkennbaren Verbreiterung des ganzen Organs die Schleimhaut durch zwei in das Lumen hineinragende spitze Falten vorwölbt, wobei gleichzeitig die Muskulatur mehr und mehr folgt. Schliesslich vereinigen sich die obere und untere Falte, und die beiden Lumina sind gebildet. Sehr rasch folgen auch die übrigen Wandschichten der Spaltung, bis schliesslich jedes Uterushorn den typischen Bau des Organs vor der Teilung zeigt. Dabei ändert sich in dem allgemeinen Verhältnis der Wandschichten nichts; das Epithel besteht jetzt aus hohen, schmalen Zellen, die einen rundlichen oder ovalen grossen Kern am Grund der Zelle erkennen lassen. Die in mäßiger Anzahl vorhandenen Uterindrüsen verlaufen stark geschlängelt bis zur Muscularis circularis, die Epithelzellen derselben erscheinen niedriger als diejenigen der Uterusinnenfläche. Die Propria mucosae nimmt etwa zwei Drittel der Wandstärke ein.

Alle Schichten des Uterus setzen sich auf die Tuben fort; die Kreisfaserschicht erfährt am Uebergang noch eine plötzliche Verdickung (Sphincter tubae uterinae); im übrigen nehmen in der Tube alle Wandschichten allmählich an Stärke ab, um gegen das abdominale Ende derselben fast ganz zu verschwinden. Die Tube ist drüsenfrei und charakterisiert durch zahlreiche radiär gestellte, in das Lumen weit vorspringende Falten, welche an ihren Seitenflächen sekundäre und tertiäre Fältchen tragen. Dadurch wird ein Nischensystem hergestellt, das auf Schnitten unter Umständen drüsige Gebilde vortäuschen kann. Die Falten werden im wesentlichen von der Schleimhaut gebildet; ausserdem wölben sich von der Kreismuskelschicht feine Muskelzüge in dieselben vor. Die Auskleidung erfolgt durch hohes Zylinderepithel, das dem Bindegewebe der Propria mucosae direkt aufsitzt. Gegen das Ende der Tube besteht die Wand derselben ebenso wie die Falten fast nur aus dem Epithel und einigen Fasern Bindegewebes undKapillaren als Grundlage.

Es soll hier nur darauf hingewiesen werden, dass im Uterus des Maulwurfs eine kurze Strecke des Kanals, bevor die Teilung desselben in die Hörner eintritt, Uterindrüsen aufweist. Ueber die Bedeutung und den Wert dieser Tatsache inbezug auf die Feststellung des Vorhandenseins eines corpus uteri soll in einem späteren Abschnitt die Rede sein. Der Abschluss des Uterus von der Vagina wird einesteils durch den in das Lumen vorgewölbten Längswulst bewirkt, andrerseits durch die starke Entwicklung der zirkulären Muskulatur (den Sphincter uteri bezw. cervicis uteri), an dieser Stelle noch fester gestaltet.

Ratte Mus decumanus.

Rodentia-Muridae.

An der Vaginalwand der Ratte lassen sich drei Schichten unterscheiden, die Tunica mucosa, Muscularis und die Tunica fibrosa sive

adventitia, wozu im vorderen Teile des Rohres das Bauchfell als Serosa kommt.

Die Schleimhaut, die drüsenfrei ist, besteht aus dem Stratum proprium und dem Stratum epitheliale. Die Propria mucosae baut sich aus einem strohmattenartig angeordneten faserigen Bindegewebe auf, in welchem zellige Elemente sehr spärlich, elastische Fasern jedoch zahlreich beobachtet werden. Als Begrenzung des Lumens liegt dem Propriagewebe ein geschichtetes Plattenepithel auf, dessen oberste Schichten nicht verhornt erscheinen. Diese Epithelform lässt sich bis zur Teilungsstelle des Rohres verfolgen. Der Papillarkörper ist schwach entwickelt. Der Propria folgt nach aussen direkt die Muscularis, welche nur aus wenigen zirkulär verlaufenden Bündeln glatter Muskulatur besteht. Die Verbindung des Vaginalrohrs mit der Umgebung wird durch die lockere gefässhaltige Fibrosa (Adventitia) hergestellt. Die Innenfläche der Scheide zeigt zahlreiche, mäßig hohe, breite Längsfalten, die wieder kleinere Einschnitte als Ausdruck feinerer sekundärer Fältchenbildung aufweisen. Kranial nimmt die Muskulatur an Stärke bedeutend zu, ebenso wird die Propria reicher an rundlichen leukoztyären Zellen, an welchen die grossen Kerne auffallen. Die Bindegewebszellen der Propria werden grösser und zeigen längliche Kerne.

Die Teilung des Genitalrohrs wird dadurch bewirkt, dass eine von einer Wand in das Lumen sich erstreckende, längsverlaufende, muskelhaltige Falte oder besser gesagt, eine Längswulst allmählich höher wird und schliesslich mit der gegenüberliegenden Wand verschmilzt. In diesen Wulst sendet die jetzt sehr starke Kreisfaserschicht ein Muskelblatt, dessen Fasern gegen den freien Faltenrand ziehen. Indem die Falte die gegenüberliegende Wand erreicht und so das Lumen teilt, treten die Muskelfasern in die Muskelschicht der Gegenwand ein und wenden sich rechts und links. Auf diese Weise bildet die Muskulatur, die sich in dem Septum in zwei Blätter spaltet, nach erfolgter Teilung um die beiden Lumina zwei getrennte Muskelschläuche.

Das jetzt den Traktus als Serosa überziehende Bauchfell bringt eine eigene längsgerichtete Muskulatur mit, die eng mit demselben verbunden erscheint und schon eine Strecke entfernt vom Uterus an ersterem zu beobachten ist. Die mit dem Bauchfell hinzukommende Muskelschicht ist in ihrer Form und in ihrem Verlauf so charakteristisch, dass sie auch an den Stellen des Bauchfells sofort wieder erkannt wird, welche noch nicht an den Uterus herangetreten sind. Beide nunmehr vorhandenen Muskelschichten, die innere zirkuläre Muskulatur und die äussere mit dem Bauchfell kommende Längsschicht werden durch die direkte Fortsetzung der vaginalen Adventitia (Vascularis) getrennt, nur ist diese am Uterus selbst gefässreicher und zeigt gleichzeitig Muskelfasern, welche nach verschiedenen Richtungen verlaufen und sowohl mit der Ringfaserschicht als auch mit der peritonealen Muskulatur in Verbindung treten. Immerhin sind die Muskelfasern der Vascularis durch

Gestalt und Verlauf wesentlich von den anderen Muskelschichten unterschieden und als solche besonderer Art erkennbar.

Von der Teilungsstelle des Genitalkanals ab wird das geschichtete Plattenepithel der Scheide durch ein einschichtiges, niedriges, prismatisches Uebergangsepithel (Cervix) ersetzt, dem sich im Uterus alsbald ein hohes einschichtiges Zylinderepithel anschliesst. An den Zellen des letzteren sieht man grosse, etwas längliche Kerne, die meist im unteren Teil der Zelle gelagert sind, so aber, dass zwischen Kern und unterer Zellgrenze ein schmaler, protoplasmatischer Zwischenraum bleibt. Aus diesem Grunde ist hier auch ohne weiteres sichtbar, dass die Epithelien dem Propriagewebe direkt, ohne Vermittelung einer besonderen Basalmembran aufsitzen. In dem Propriagewebe, welches von der Teilungsstelle an ein Flechtwerk stärkerer Faserbündel von Bindegewebe darstellt, in dessen Maschen eine Menge rundlicher Zellen liegt, bemerkt man nur die Anfänge der Drüsen als kleine flache Einstülpungen des Oberflächenepithels. Im weiteren Verlauf des Uterus fällt es oft schwer, infolge des Reichtums des retikulierten Propriagewebes an Zellen, die ohnedies nicht sehr zahlreichen geschlängelten Drüsen zu entdecken. Die Auskleidung der Drüsen erfolgt durch Zellen, die im Vergleich mit den hohen Oberflächenepithelien niedrig erscheinen und dem Uebergangsepithel des Cervix ähneln. Den Drüsenzellen liegen als direkte Begrenzung spindelförmige Muskelzellen und Bindegewebsfaserbündel an. Eine kutikulare, subepitheliale, strukturlose Basalmembran konnte ich trotz Anwendung verschiedener Untersuchungsmethoden hier ebenso wenig erkennen, wie unter dem Epithel der Uterusoberfläche, wo die oberste Schicht der Propria meist eine einfache Lage runder Zellen aufweist, welche als Ersatz- oder Basalzellen angesprochen werden müssen.

Ganz allgemein fällt am Uterus der Ratte die Grösse der Epithelzellen und ihrer Kerne auf.

Infolge des Hinzutretens des Bauchfells und seiner Muskulatur besteht nunmehr die Wandung des Uterus aus folgenden Schichten: der Mucosa, welche die Uterindrüsen beherbergt, der Muscularis circularis, die dem Drüsenstratum ohne verbindende Gewebsschicht direkt anliegt, der Vascularis und dem Bauchfell, das eine eigene Muskulatur (Muscularis serosae) besitzt.

Alle diese Schichten gehen auf die Tube über, wo dieselben dann eine allmähliche Reduktion erfahren. Auch bei der Ratte bildet die Kreismuskelschicht am Ostium uterinum tubae einen Sphinkter. Die Tube weist ca. 18—20 Längsfalten auf; dieselben sind nicht sehr hoch, aber ziemlich dick.

Ich will nochmals hervorheben, dass im Uterus der Ratte nach erfolgter Teilung der Charakter des Epithels sich ändert, dass dieser Abschnitt aber Drüsen nicht enthält. Ein besonderer Abschluss des Uterus von der Vagina wird vermisst, nur imponiert die bedeutende Mächtigkeit der Kreismuskulatur, welche als Sphincter uteri aufgefasst werden muss.

Kaninchen — Lepus cuniculus.

Rodentia — Leporidae.

Die Scheide des Kaninchens zeichnet sich durch die Weite ihres Lumens und durch die geringe Stärke ihrer Wandung aus. Letztere besteht aus einer dünnen, faserigen, kutanen Schleimhaut, die verhältnismässig viele elastische Elemente aufweist. Die Auskleidung geschieht durch geschichtetes Plattenepithel. Der Papillarkörper ist nicht besonders ausgeprägt. Die Mucosa wird umschlossen von einer dünnen, zirkulär gerichteten Schicht glatter Muskulatur, der nach aussen eine lockere bindegewebige Adventitia folgt. An der Stelle, wo die Teilung des Genitalrohres in die beiden Uteri eintritt, erfährt die Vaginalwand eine erhebliche Zunahme der Stärke ihrer Schichten, an welcher neben der Propria mucosae besonders die Muskulatur Teil hat. Die Trennung in die beiden Uteri wird ebenso wie bei der Ratte durch eine in das Lumen vorspringende feststehende Falte, bezw. einen Längswulst der Vaginalwand eingeleitet, dann durch Verschmelzung mit der gegenüberliegenden Wand perfekt gemacht. Die kolossal entwickelte Muskularis bildet um die beiden Orificia starke Sphinkteren. Im übrigen ist die Struktur der Wand insofern geändert, als von jetzt ab das Bauchfell mit einer längsgerichteten Muskulatur den Traktus überzieht. Zwischen den beiden Muskelschichten liegt die Fortsetzung der vaginalen Adventitia, die Vascularis, welche zahlreiche Blutgefässe mit dicken Muskelwänden führt, im übrigen aber nur spärliche eigene Muskelfasern besitzt.

Mit der Teilung des Kanals wird das Epithel einschichtig und allmählich höher; doch sind die Epithelzellen auch im Uterus von mässiger Höhe, sodass die Zellen mehr prismatisch als zylindrisch erscheinen. Bald nach erfolgter Teilung werden in der Uterusschleimhaut die Drüsen sichtbar, welche ich als kleine, kryptenartige, hohlkugelige Gebilde in der dünnen Propria des Uterus beobachtete. Als solche muss ich diese Bildungen auffassen, mangels des Vorhandenseins anderer drüsenähnlicher Formationen.

Die Tuben zeigen dieselben Wandschichten wie der Uterus, nur werden die einzelnen Lagen allmählich dünner, insbesondere verliert sich die peritoneale Muskelschicht sehr bald. Die Längsfalten der Tubenschleimhaut sind abwechselnd hoch und niedrig und lassen oft sekundäre Falten erkennen. Einen Sphincter tubae uterinae fand ich nicht deutlich ausgeprägt. Die Tuben sind drüsenfrei.

Meerschweinchen — Cavia cobaya.

Rodentia-Subungulatae.

Die Vagina des Meerschweinchens stellt ein weites Rohr dar, an dessen Wand die drei bekannten Schichten, Mucosa, Muscularis und Adventitia zu unterscheiden sind. Die drüsenlose Propria mucosae besteht aus einem Geflecht von Bindegewebsfasern, an welchem nur im vorderen Teil des Rohres zellige Elemente in mässiger Anzahl

beobachtet werden. Die Innenfläche zeigt eine Menge hoher, breiter Längsfalten, welche mit geschichtetem Plattenepithel überzogen sind. Die Muskulatur, welche der Propria fest anliegt, besteht aus mehreren, durch Bindegewebe getrennten Lamellen zirkulär verlaufender, glatter Muskelbündel. Nach aussen folgt eine lockere, gefässreiche Bindegewebsschicht als Adventitia, wozu im kranialen Teil der Scheide das Bauchfell als Serosa kommt. Dieses bringt eine ziemlich dicke Muskelschicht mit längsgerichteten Faserbündeln mit sich, welche aber im Bindegewebe eingelagert erscheint, so dass zwischen derselben und der Propria serosae (peritonei) eine nicht unbedeutende Bindegewebsschicht als Subserosa liegt, während bei allen anderen Tieren diese subperitoneale Muskelschicht innig mit der Propria des Bauchfells verbunden erscheint.

Kranial nimmt der Dickendurchmesser des Organs beträchtlich an Stärke zu, wobei besonders die Muskulatur beteiligt ist. Die Kreismuskelschicht zeigt jetzt nicht immer rein zirkulären Verlauf, sondern erscheint verworren; namentlich biegen Muskelbündel in die breiten Längsfalten ein und verlaufen oft radiär oder schräg. Die peritoneale Längsmuskelschicht liegt der Kreisfaserschicht fast direkt an, nur getrennt von dieser durch eine mit spärlichen Gefässen versehene Bindegewebslage, die die Fortsetzung der vaginalen Adventitia, des Stratum vasculare bildet.

Von den oben beschriebenen Längsfalten erlangt eine an der dorsalen Wand befindliche eine bedeutende Mächtigkeit, sodass dieselbe weit in das Lumen der Vagina vorragt. An derselben entstehen durch einen an der ventralen Fläche beginnenden, an Tiefe schnell zunehmenden Spalt zwei eine Rinne begrenzende Lippen, die durch Verschmelzung ihrer ventralen Enden ein neues Lumen, also einen neuen Kanal bilden, das Orificium externum uteri, bezw. den cervix uteri; dieser neue Kanal liegt in dem Vaginalrohr und stellt die Portio vaginalis uteri dar. Vagina und Portio vaginalis uteri stellen so zwei ineinander geschobene Röhren dar, welche sich an der dorsalen Seite berühren. Indem die Wand des inneren Rohres, der Portio vaginalis uteri mit derjenigen des äusseren verschmilzt, endet letzteres, d. h. das Vaginalrohr blind. Das Lumen des inneren Rohres wird begrenzt von einer Menge hoher Längsfalten, so dass die Öffnung auf dem Querschnitt eine sternförmige Gestalt zeigt. Die Falten tragen eine einfache Lage ziemlich hoher Epithelzellen, während der die Portio vaginalis uteri umgebende Fornix vaginae noch das geschichtete Plattenepithel der Vagina aufweist. Um das sternförmige Lumen der Portio vaginalis uteri wird von Ausläufern der Kreismuskelschicht, welche in den Längswulst einstrahlt, allmählich ein zweiter Muskelring von erheblicher Mächtigkeit, der Sphincter uteri gebildet, wodurch das Organ sehr an Umfang gewinnt.

Mit dem Verschwinden des Fornix vaginae verringert sich der Durchmesser des Organs wieder. Die Teilung des Genitalrohres erfolgt eine kurze Strecke kranial vom Muttermund durch Verschmelzung

zweier gegenüberliegender Längsfalten. Schon vor dem Beginn der Teilung werden die ersten Anfänge der Uterindrüsen als grosse säckchenförmige Einstülpungen des Oberflächenepithels in den Recessus der Falten sichtbar.

Das cornu uteri, an dessen Wand dieselben Schichten wie im hinteren Teil des Kanals vorhanden sind, zeigt die Kreisfaserschicht und die peritoneale Längsmuskulatur durch das jetzt gefässreichere und daher breitere Stratum vasculare getrennt. Bemerkenswert ist die Beobachtung, dass diese beiden Muskelschichten am Übergang der Scheide in den Uterus näher aneinander rücken; auffallend ist auch in diesem Abschnitt des Organs das Auftreten von spärlichen längsgerichteten Muskelfasern um den zirkulären Muskelschlauch, welche sonst nirgends im Organ gefunden werden konnten.

Das Stratum proprium uteri ist sehr stark und reich an Muskelbündeln, welche senkrecht zwischen den auffallend stark geschlängelten, bis an die Muskularis reichenden Uterindrüsen aufsteigen.

Der Übergang in die drüsenfreien Tuben und diese selbst lassen nichts Abweichendes von den seither beschriebenen Verhältnissen erkennen.

Am Uterus des Meerschweinchens findet sich also eine, wenn auch nur kurze, ungeteilte drüsenhaltige Partie; auf die Bedeutung dieser Tatsache wird in einem späteren Abschnitt eingegangen werden.

Hund — Canis familiaris.
Katze — Felis domestica.

Carnivora.

Von den einfachen Verhältnissen der bereits beschriebenen Uteri der Nager und Insektivoren verschieden sind die Befunde bei den Karnivoren, von welchen ich Hund und Katze in verschiedensten Altersstufen untersucht habe. Die Strukturverhältnisse der Uteri der Fleischfresser zeigen derartige Übereinstimmung, dass es im folgenden nur notwendig erscheint, die besonders charakteristischen Unterschiede zu betonen, im allgemeinen beziehen sich die Angaben sowohl auf den Uterus des Hundes wie der Katze.

Das Vaginalrohr, das bei den Fleischfressern verhältnismässig lang ist, lässt kranial von der Einmündung der Urethra als innerste, das Lumen austapezierende Schicht meist eine mehrfach geschichtete Plattenepithellage erkennen, die einem, wenn auch wenig entwickelten Papillarkörper aufsitzt. Im allgemeinen findet man bei der Katze den Papillarkörper etwas stärker entwickelt; auch beobachtete ich, dass bei diesen Tieren die innersten Schichten des Epithels manchmal verhornt waren. Vielfach bildet das Eptihel der Vagina, insbesondere bei jungen Tieren, auch nur eine einfache Lage niedriger prismatischer Zellen. Das Epithel sitzt einer relativ dicken Bindegewebshaut, einer kutan gebauten Mucosa auf, deren dichte Bindegewebsgeflechte reich an elastischen Fasern und elastischen Fasernetzen sind. In der Propria

mucosae findet man in mässiger Anzahl leukozytäre Zellen neben den eigentlichen Bindegewebszellen. Diese zelligen Elemente häufen sich in der oberflächlichsten subepithelialen Schicht der Propria mucosae derart an, dass man mit Ellenberger von einem Stratum cellulare der Propria sprechen kann. Die letztere wird umschlossen von glatter Muskulatur, deren Fasern und Faserbündel sich in mannigfacher regelloser Weise durchflechten; zwischen den einzelnen Muskelbündeln, bezw. Muskelbalken und -Blättern liegt reichliches Bindegewebe, wodurch, wie auch Sobotta erwähnt, oft eine lamellenartige Anordnung der Muskulatur bedingt wird. Eine besonders hervortretende Richtung einzelner Faserbündel ist nicht zu beobachten, wenn man nicht einige im kaudalen Ende der Scheide manchmal an der Innenseite der Muskulatur bemerkbare Längsfaserbündel als eigene Schicht auffassen will. Trotz der verschiedenen Richtung der einzelnen Muskelbündel bildet die Muskulatur einen kompakten Muskelschlauch um die auch bei den Karnivoren völlig drüsenfreie Propria, welcher sie ohne Vermittelung einer besonderen Bindegewebsschicht, einer Submucosa, innig anliegt. Die Verbindung dieser beiden Schichten wird dadurch noch fester, dass von der Muskulatur starke Faserbündel in die Propria einstrahlen, namentlich in die breiten Längsfalten, welche an der Innenfläche der Scheide bemerkbar sind. Nach aussen folgt auf die Muskulatur ohne scharfe Grenze eine Schicht lockeren Bindegewebes mit Gefässen, die meist von besonderen feinen Muskelzügen begleitet werden (Adventitia).

Im kranialen Abschnitt der Vagina tritt in der Anordnung der Muskelfasern eine Änderung dergestalt ein, dass die Richtung derselben zunächst mehr zirkulär wird, während sich später die Muskulatur in zwei Schichten sondert, und zwar in eine innere stärkere kreisförmige und eine äussere etwas schwächere mit longitudinalem Faserverlauf. Die Trennung der Vaginalmuskulatur in diese beiden sich direkt anliegenden Schichten erfolgt allmählich und nicht ganz gleichmässig, d. h. nicht in derselben Transversalebene, sodass z. B. in demselben Querschnitt oben die Sonderung schon perfekt sein kann, während unten die Fasern sich noch durchflechten. Vollkommen ist die Differenzierung etwa im kranialen Drittel der Vagina; hier liegen die beiden Muskelschichten in ziemlich gleicher Stärke um die Propria, ohne durch Bindegewebe sichtbar von einander getrennt zu sein.

Von diesen beiden Muskellagen, welche also nach innen von der bindegewebigen Adventitia liegen und welche beide auf den Uterus übergehen, erleidet die Kreisfaserschicht in ihrem Verlauf durch Uterus und Tube nur hinsichtlich ihrer Stärke eine Veränderung, während der Faserverlauf derselben fast überall ein rein zirkulärer bleibt; nur im Bereich des Muttermundes nehmen einzelne Bündel auch andere, namentlich schräge Richtung an. Die longitudinale Schicht dagegen ist bezüglich ihrer Stärke wie auch hinsichtlich der Verteilung ihrer Muskelbündel um das Genitalrohr verschiedenen Änderungen unterworfen. Sobald die Trennung der vaginalen Muskulatur in die beiden oben beschriebenen Schichten erfolgt ist, sieht man die äussere der-

selben, die Muscularis longitudinalis interna, als vollkommenen Schlauch mit longitudinaler Faserrichtung um den inneren Muskelschlauch, die Muscularis circularis, liegen. (Fig. 1.) Weiter kranial, gegen den Muttermund zu, zieht sich die Masse der äusseren Schicht von der dorsalen und ventralen Fläche des Rohres zurück, um sich an den Seiten des Traktus in Form von Längslagen anzuhäufen, welche man etwa mit den Taenien im Darm vergleichen könnte, namentlich in dem seitlichen dreieckigen Raum, den die beiden Platten des Bauchfells, welches ja im kranialen Teil der Vagina dieselbe dorsal und ventral als Serosa überzieht, mit dem Bogen der Muskulatur bilden. (Fig. 4.) In solcher Weise findet man diese Muskelschicht auch im Uterus der Muscularis circularis angelagert (Fig. 2); nur hält es hier im allgemeinen schwer, dieselbe als eigene Schicht nachzuweisen, weil hier, hauptsächlich infolge der mächtigen Zunahme und Entwickelung der Gefässe und der mit und zwischen diesen auftretenden Muskelfasern die Übersicht über die einzelnen Schichten verwischt wird. Deutlich tritt diese Längsschicht, welche ich oben als Muscularis longitudinalis interna bezeichnet habe, an der Stelle hervor, wo sich der Uterus in die beiden Hörner teilt. (Fig. 2). Hier füllt dieselbe zunächst den dreieckigen Raum zwischen den Bögen der beiden zirkulären Muskelschläuche der cornua aus und senkt sich dann früher als das Stratum vasculare zwischen die Hörner ein.

Ausser diesen beiden von der Vagina auf den Uterus übergehenden Muskellagen beobachtet man im kranialen Teil der Vagina eine dritte Schicht glatter Muskulatur, die longitudinalen Faserverlauf hat. Diese tritt mit dem Bauchfell, das diesen Abschnitt der Vagina mit einem dorsalen und einem ventralen Blatte überzieht und die Serosa des Traktus darstellt, an diesen heran und erscheint innig mit dem Peritoneum verwachsen. Dieselbe ist, wie auch Ellenberger und Sobotta feststellten, schon weit vom Genitalkanal entfernt an dem Bauchfell nachzuweisen. In direkte Beziehung zum Kanal als solchem tritt die peritoneale Muskulatur nicht; die Verbindung derselben mit dem Rohr wird durch die zwischen den beiden Längsmuskellagen liegende, gefässreiche, selbst muskulöse Bindegewebsschicht, das Stratum vasculare hergestellt, welches die direkte Fortsetzung der vaginalen Adventitia ist. Im Stratum vasculare werden die einzelnen Gefässe, die an und für sich schon äusserst stark entwickelte Muskelhäute haben, von ziemlich kräftigen Muskelzügen begleitet, deren Richtung je nach dem Verlauf der sehr geschlängelten Blutgefässe verschieden ist. Diese die Gefässe begleitenden Muskelzüge stammen zum grössten Teil von der inneren Muskulatur des Kanals ab. Eben hierdurch verwirrt sich, namentlich bei älteren Tieren, das Bild derart, dass es fast unmöglich ist, in dem Gewirr die einzelnen Schichten auseinanderzuhalten, wenn man den Ursprung derselben nicht genau verfolgt hat.

Es erscheint mir notwendig, besonders zu betonen, dass bei den Karnivoren der kraniale Teil der Vagina ausser einer zirkulären zwei

längsgerichtete Muskelschichten aufweist, von denen die äussere wie auch bei den Nagern und Insektivoren mit dem Bauchfell hinzukommt, während die innere genau wie die zirkuläre aus der im kaudalen Abschnitt der Scheide vorhandenen einzigen Muskellage hervorgeht. Diese beiden nach innen vom Stratum vasculare gelegenen Muskelschichten, eine zirkuläre und eine longitudinale bleiben immer mit einander verbunden, während die externe peritoneale Lage durch das Stratum vasculare von dem Rohr als solchem und damit auch von dessen Muskulatur getrennt bleibt.

In das Lumen der Scheide wölben sich etwa 10—12 breite Längsfalten vor, in welche von der Muskulatur Fasern einbiegen. Gegen das kraniale Ende der Scheide flachen diese Falten allmählich ab, nur eine derselben an der dorsalen Wand nimmt allmählich an Grösse erheblich zu und wird zu einem starken Längswulst, wodurch das Lumen der Vagina im Querschnitt eine halbmondförmige Gestalt annimmt. (Fig. 5a). An der ventralen Fläche dieses Längswulstes bemerkt man, meist etwas seitwärts von der Medianlinie, eine Einstülpung, die sehr rasch an Tiefe zunimmt und so einen ventral offenen Halbkanal, eine Rinne darstellt. (Fig. 5b.) In die Wände dieser Rinne biegen von der Kreisfaserschicht starke Muskelbündel ein, ebenso wie vorher in den unversehrten Längswulst. Die Rinne schliesst sich bald zusammen, und so wird aus dem Halbkanal ein Kanal, der in dem Längswulste liegt und den Cervikalkanal darstellt. Die Vagina umgibt den die Portio vaginalis uteri bildende Längswulst nach wie vor in halbmondförmigem Bogen; also ventral und seitlich (Fig. 5c); dieser das Ende der Vagina darstellende Blindsack, der Fornix vaginae, verschwindet aber bald dadurch, dass der Längswulst mit der ventralen Wand der Vagina verwächst.

Der Cervikalkanal beginnt also an der ventralen Fläche des Längswulstes als Rinne, als ein nach unten offener Halbkanal, der rasch zum geschlossenen Kanal wird und dabei nach der dorsalen Seite des Rohres schnell aufsteigt. (Fig. 5d). Dadurch dass der die Portio vaginalis uteri von der ventralen und den beiden Seitenflächen umgebende Endblindsack der Vagina oft weit nach den Seiten sich ausbuchtet, ferner durch den Umstand, dass in dem Längswulst in der Umgebung des Muttermundes noch andere oberflächliche Einziehungen beobachtet werden, gewinnt es manchmal den Anschein, als ob bei den Karnivoren der Muttermund auf ähnliche Weise gebildet würde wie bei den Wiederkäuern, wo die Portio vaginalis uteri als völlig freier Vorsprung ringsum von dem Vaginalblindsack, dem Fornix vaginae, umgeben ist, der Cervix also in die Scheide vorgeschoben erscheint. Dies wird sehr oft bei alten Hunden vorgetäuscht, bei welchen, wie auch Ellenberger erwähnt, die Portio vaginalis uteri sich bedeutend verlängert. Indessen umgibt der Fornix vaginae, der immer ventral von der Pars vaginalis uteri gelegen ist, diese Partie des Uterus nur ventral und an den Seitenflächen, während der das neue Lumen tragende Längswulst stets der dorsalen Vaginalwand

aufsitzt und nie allseitig frei in das Vaginallumen hineinragt. In einzelnen Fällen beobachtete ich caudal von dem ventral stehenden Orificium eine ziemlich breite Querfalte, welche den Zugang zum Uterus verlegte.

Mit der Bildung des neuen Lumens im Genitalkanal, d. h. des cervix uteri, ändert sich im allgemeinen der Charakter des Epithels; dabei werden jedoch Unterschiede beobachtet, welche namentlich vom Alter des Individuums, jedenfalls aber auch von dem physiologischen Zustand des Organs abhängig zu sein scheinen. Das Epithel wird einschichtig und etwas höher, die Zellen erscheinen niedrig, prismatisch mit grossem rundlichen Kern. Doch lassen sich besonders in den medianen Wandpartien oft eine ziemliche Strecke weit keilförmige Flächen des geschichteten Plattenepithels der Scheide in den Uterus hinein verfolgen, während der Wechsel des Epithels zuerst seitlich im Rohr eintritt. Hier zeigen sich auch meist die ersten Anfänge der Drüsen, welche bei den Karnivoren gewöhnlich alsbald nach der Bildung des Orificium externum auftreten. Ein Orificium internum ist weder makroskopisch noch mikroskopisch zu unterscheiden.

Dadurch, dass in die beiden Wände des Halbkanals, der das Orificium externum bildet, Muskelfasern von der zirkulären Muskelschicht einbiegen, wird ein zweiter Muskelschlauch infolge der Verschmelzung der Lippen hervorgerufen, welcher konzentrisch innerhalb des ersten, von der Vagina kommenden, liegt. Der innere — das Orificium umgebende — Muskelring erscheint sehr stark, so dass man ihn als Sphincter uteri bezeichnen kann. An der dorsalen Seite des Rohres berühren natürlich beide Muskelschläuche einander, bezw. sie fliessen in einander über, während dieselben an der ventralen durch den Blindsack der Vagina von einander getrennt sind. Mit dem Verschwinden des Lumens der Vagina rücken die beiden Muskelringe auch ventral und seitlich aneinander, um schliesslich mit einander zu verschmelzen.

Man findet demnach kurz vor dem Orificium, d. h. kranial von demselben wieder eine Muscularis circularis und damit verbunden die innere Längsschicht, welcher nach aussen das Stratum vasculare folgt, das den Traktus von der peritonealen Längsschicht und dem Bauchfell trennt.

Das Stratum proprium der Mucosa uteri, welches sehr reich an Zellen erscheint, beherbergt jetzt die zahlreichen Uterindrüsen. Der Ausführungsgang der Drüsen verläuft meist gerade und senkrecht zur Oberfläche, während das untere Ende stark geschlängelt und zusammengeknäuelt erscheint und bis an die zirkuläre Muskelschicht reicht. Die Drüsen sind oft gabelig in zwei, selten drei Aeste geteilt. Ausser diesen langen Drüsen fand ich bei Hund und Katze, (ebenso wie an Herrn Professor Strahl-Giessen gehörigen Präparaten aus dem Uterus der Füchsin, welche ich bei Herrn Professor Ellenberger zu sehen Gelegenheit hatte,) die sogenannten Krypten oder kurzen Uterindrüsen, die wenig tiefe, flaschenförmige, meist etwas ausgebauchte Einstülpungen

der Oberfläche darstellen und in grosser Anzahl die Uterusinnenfläche besetzen. Ich wies dieselben in lückenlos ausgeführten Schnittserien als solche nach, um zu entscheiden, ob es sich nur um Schrägschnitte von langen Drüsen handle, wie Kondratowicz (34) behauptet hatte. Durch Strahls (65) und Nolls (53) Untersuchungen erscheint diese Frage jedoch an sich schon ohne weiteres entschieden. Die Richtigkeit der Behauptung dieser beiden Autoren wird auch durch den Umstand bewiesen, dass ich diese Krypten nur bei erwachsenen Hunden neben voll entwickelten langen Drüsen fand, während bei jungen Tieren nur die noch unentwickelten eigentlichen Drüsen zu beobachten waren. Auch Ellenberger hat diese kurzen Drüsen bei den Carnivoren mit Sicherheit als echte, eigenartige Drüsen nachgewiesen.

Die näheren Details über Drüsen und Epithel folgen am Schlusse der Arbeit.

In der vorher beschriebenen Weise baut sich die Wandung des corpus uteri auf, als welches nach meinen Untersuchungen derjenige Teil des Rohres zu betrachten ist, der vom Orificium externum bis zum Beginn der Teilung des Kanals in die cornua uteri reicht. Diese setzt, ohne von aussen bemerkbar zu sein, mit der Erweiterung des Lumens ein, in welches je eine spitze Längsfalte in der Medianebene sich von oben und unten einschiebt. In diese, ein unvollständiges Septum darstellenden Falten, strahlen von der Kreisfaserschicht starke Bündel ein, während die innere Längsschicht anfangs noch den Zwischenraum zwischen den entstehenden Hörnern überbrückt, dann aber, nach voller Scheidung der Hörner der Einsenkung ebenfalls folgt, wie später auch das Stratum vasculare und das Bauchfell mit seiner Muskulatur. Gerade an der Teilungsstelle des Rohres tritt die innere (vaginale) Längsmuskelschicht wieder sehr deutlich in die Erscheinung, besonders in dem Winkel, welchen die beiden um die neuen Lumina der Hörner liegenden Muskelringe bilden.

Sobald die Trennung in allen Schichten der Wand des corpus uteri erfolgt ist, liegen die beiden cornua völlig getrennt nebeneinander. An jedem derselben sind wieder die bekannten Schichten nachzuweisen, Mucosa, Muscularis circularis, damit verbunden die innere Längsmuskellage, welche im cornu seitlich als stumpfkegelförmiger Wulst sich anhäuft, während dieselbe auf der Höhe des Bogens mehr oder weniger in dem Stratum vasculare sich verliert. Nach aussen folgt die Gefäßschicht, welche die Verbindung mit der peritonealen Muskulatur herstellt.

Der Uebergang in die Tuben erfolgt plötzlich dadurch, dass das Lumen der Hörner sich verengert, und gleichzeitig der Durchmesser der Wandung sich bedeutend verringert. Man bemerkt ein eigenartiges Faltenwerk, welches durch grosse Längsfalten gebildet wird, die wieder zahlreiche sekundäre und tertiäre Falten tragen. Im Querschnitt sieht man also primäre, sekundäre und tertiäre Buchten, welche vom achsialen Lumen ausgehen und mit tubulösen Drüsen ver-

wechselt werden könnten, zumal da das Ende oft blasig ausgedehnt ist. In der Tat besitzt die Tube keine Drüsen. Die Falten werden von dem Gewebe der Propria gebildet und von einem hohen Zylinderepithel überzogen. Ausserdem erhalten die Falten Fasern aus der zirkulären Muskelschicht.

Im übrigen setzen sich alle Schichten des Uterus auf die Tube fort, woselbst sie eine mehr oder weniger rasche Reduktion erleiden.

Am frühesten verschwindet die von der Vagina her zu verfolgende innere Längsmuskelschicht, welche schon am Ende der Uterushörner schwer nachzuweisen ist, während die peritoneale Längsmuskellage etwas später unsichtbar wird. Am besten erhält sich die Muscularis circularis, welche in relativ gleicher Stärke vom Uterus auf die Tube übergeht, an deren Anfang sie noch den Sphincter tubae uterinae bildet. Sie verschwindet erst gegen das obdominale Ende der Tube. Hier besteht die Tube fast nur noch aus dem Propriagewebe, welches nur wenige Fasern und Kapillaren aufweist, dem Epithel und dem Bauchfell. Die Falten der Tube werden gegen den Wimpertrichter zu verhältnismässig lang.

Auch bei dem Uterus der Carnivoren ist als charakteristisch hervorzuheben, dass eine Submucosa zwischen Stratum proprium und Stratum musculare nicht nachzuweisen, die Verbindung der beiden Schichten vielmehr durch gegenseitigen Austausch ihrer Elemente eine sehr innige ist. Doch möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass gerade bei den Fleischfressern zwischen den genannten Lagen bei alten Tieren, welche schon oft geboren haben, sich eine sehr dünne, lockere, einige kleine Gefässe führende Bindegewebsschicht findet. Es ist dies eine Erscheinung, die man auch an tragenden Hunden und Katzen beobachten kann. Die Drüsen erscheinen hier von der Muskulatur durch eine Bindegewebsschicht getrennt, während die Muskelschichten einander mehr genähert sind. Andererseits hat die gesamte Muskulatur an Mächtigkeit zugenommen, wodurch die bindegewebigen Elemente, namentlich in der Vascularis mehr in den Hintergrund treten.

Während meine Darstellung des Baues der Uteruswand der Nager und Insektivoren mit den Beschreibungen von Ellenberger und Sobotta, wie auch anderer Autoren übereinstimmt, komme ich hinsichtlich des Carnivoren-Uterus zu abweichenden Resultaten.

Ellenberger unterscheidet an der Muskulatur des Fleischfresser-Uterus eine innere Kreisfaserlage, die von ihm Muskularis mucosae genannt wird, und die ausserhalb des Stratum vasculare gelegene Muscularis uteri, an welch letzterer er zwei Lagen, eine innere zirkuläre und eine äussere Längsschicht beschreibt. Sobotta hingegen sagt: Um die Schleimhaut herum liege die kompakte Ringschicht, derselben fest anliegend. Darauf folge die verbindende Zwischenschicht und die meist etwas schwächere Längsmuskulatur mit der Serosa. In der subserösen Schicht, also dem Stratum vasculare lägen beim Katzenuterus zahlreiche und mächtige Gefässe mit starken Muskelwandungen, weit ausgebildeter wie bei den Nagern. Zwischen den Gefässen hindurch

gingen zahlreiche kleine Muskelzüge, welche bedeutend stärker seien als im Nageruterus. Insbesondere läge konstant ein longitudinaler Muskelzug an der Stelle, wo das Ligamentum latum mit seiner Muskulatur herantritt. Dieser Zug, von grossen Gefässen durchsetzt, verbindet mit lockeren Bündeln Kreis- und Längsmuskulatur.

Während demnach Ellenberger wie bei allen von ihm untersuchten Tieren auch bei den Carnivoren ausserhalb des Stratum vasculare zwei Muskelschichten beschreibt, erwähnt Sobotta als einzigen Unterschied des Fleischfresseruterus von jenem der Nager den grösseren Muskelreichtum der Gefäßschicht, dessen Muskelfasern an der Seite des Rohres sich zu einem besonders hervortretenden Muskelstrange verdichteten. Diesen Muskelzug rechnet Sobotta zu dem Stratum vasculare, während derselbe nach meinen Untersuchungen eine eigene Muskelschicht, die Muscularis longitudinalis interna darstellt, welche sich von der Vagina auf den Uterus fortsetzt und mit der Kreisfaserschicht innig verbunden, aber deutlich als gesonderte Schicht und unabhängig von der Vascularis zu erkennen ist. Im Uterus ist diese Längsschicht auf der Höhe des Rohres als eigene Schicht meist schwer zu erkennen, weil hier durch den Reichtum der Gefäßschicht an Muskelfasern die Uebersicht gestört ist. Deutlich tritt dieselbe dagegen in die Erscheinung an der Seite des Traktus, wo dieselbe den dreieckigen Raum zwischen dem Bogen der Zirkulärmuskulatur und den Bauchfellplatten ausfüllt, und wo sie auch Sobotta gesehen hat.

Von der von Ellenberger beschriebenen inneren zirkulären Schicht der externen, ausserhalb des Stratum vasculare gelegenen Muskulatur sind nach meinen Untersuchungen in manchen, immerhin seltenen Fällen Andeutungen vorhanden, indem die sich in regelloser Weise durchflechtenden Muskelfasern des Stratum vasculare sich an die peritoneale Muskulatur anschmiegen und so eine besondere Schicht andeuten können. Jedoch wird dies keineswegs als regelmässige Bildung beobachtet.

Auch betreffs der Bildung des Muttermundes bin ich zu anderen Ergebnissen gelangt als die übrigen Autoren. So sagen Ellenberger-Baum in ihrer Anatomie des Hundes darüber: Das aborale Ende des cervix rage als Portio vaginalis uteri in Form einer kurzen kegelförmigen Papille in die Vagina hervor. Dieselbe sei scheinbar mit einer Wand verwachsen; es gehe nämlich von der Portio vaginalis dorsal eine mediane Falte aus, welche gegen den Uterus und die Vagina verlaufe.

Es findet sich hier eine ungenaue Darstellung der tatsächlichen Verhältnisse. Es wird der Cervix als etwas in die Vagina Vorgeschobenes beschrieben, während in Wirklichkeit das Lumen des Uterus durch eine Rinnenbildung an der ventralen Fläche einer von der dorsalen Wand der Vagina ausgehenden Falte, bezw. Wulstes entsteht.

Es liegt hier zweifellos eine irrtümliche Auffassung der Verhältnisse vor; auch Franck gibt keine richtige Darstellung; er sagt: „Der äussere Muttermund steht in Form einer kleinen Papille vor, die kegelförmig ist. Von ihm setzt sich eine mediane Schleimhautfalte an die obere Uteruswand fort.“ Schmaltz (57) gibt in dem Lehrbuch der Geburtshülfe eine ähnliche mehr zutreffende Schilderung; er schreibt: „Der Gebärmutterhals der Hündin, dessen Kanal sehr eng ist, stellt einen harten Kolben dar, dessen obere Wand in die Scheidenwand übergeht, während er nach unten von der Scheide abgesetzt ist (dass die Eichelspitze unter den Muttermund zu liegen kommt).“ Die beiden letzteren Ansichten bestätigen jedenfalls den Zusammenhang der Portio vaginalis uteri mit der oberen Wand des Kanales. Auf weitere die Uebergangsstellen betreffende Verhältnisse werde ich bei der Schlussbetrachtung zu sprechen kommen.

Rind — Bos taurus;
Schaf — Ovis aries;
Ziege — capra hircus;
Reh — cervus capreolus;
Artiodactyla — Ruminantia.

Von der Gruppe der Wiederkäuer wurden Rinder in den verschiedensten Altersstufen untersucht, so Kälber von drei bis sechs Wochen, Rinder und Kühe, ferner Schaf, Ziege und Reh. Da die Uteri der genannten Tiere in ihrem makro- wie mikroskopischen Verhalten grosse Aehnlichkeit untereinander aufweisen, so werde ich dieselben zusammen abhandeln und die etwa sich ergebenden Artunterschiede an der betreffenden Stelle einfügen.

Bei den Uteri grosser Tiere wurden ausser den Ergebnissen der mikroskopischen Untersuchungen noch die Resultate der oben bereits erwähnten Kochmethode verwertet.

Die Vagina der Wiederkäuer baut sich aus den bekannten drei Schichten auf, der Mucosa, Muscularis und Adventitia (Fibrosa), wozu im kranialen Teil noch das Peritoneum mit seiner Eigenmuskulatur als Serosa kommt. Die Propria mucosae trägt ein meist geschichtetes Plattenepithel und erscheint im ganzen Verlauf frei von Drüsen. Im kranialen Abschnitt der Scheide fand ich ebenso wie Ellenberger und Martin vereinzelte Lymphfollikel. Die Propria selbst besteht aus einem ziemlich zellarmen, jedoch an elastischen Fasern reichen, geflechtartig angeordneten Gerüst fibrillären Bindegewebes, in welches die die Propria umgebende Muscularis starke Faserbündel sendet; namentlich reich an Muskelgewebe sind die breiten Längsfalten, welche in der Scheide bemerkt werden. Um die Mucosa liegt, eng mit derselben verbunden und nicht durch eine besondere Bindegewebslage getrennt, die Muscularis vaginae, welche aus glatten Muskelzellen besteht und eine kompakte Schicht um die Propria bildet Die einzelnen Muskelstränge und Muskellagen sind durch relativ starke Bindegewebszüge voneinander getrennt, so dass die Muskulatur ein lamelläres Aus-

sehen erhält. Der Faserverlauf der wenig mächtigen Muskelschicht erscheint im aboralen Abschnitt der Vagina zum grossen Teil zirkulär. doch werden auch zwischen den Kreisfasern einzelne längsgerichtete Züge beobachtet. Die Muskulatur ist gegen die nach aussen aufliegende bindegewebige Adventitia ebensowenig scharf abgegrenzt wie nach innen gegen die Propria, sodass dieselbe in das Bindegewebe der Vagina gleichsam eingelagert erscheint.

Uteruswärts tritt in der Anordnung der Muskelfasern eine Aenderung ein, indem dieselben sich in zwei Schichten sondern, eine innere stärkere zirkuläre und eine äussere schwächere längsgerichtete. Die beiden Muskellagen, welche zwei gesonderte Schichten um die Propria bilden, liegen einander dicht an und sind höchstens durch einen Kranz kleiner Blutgefässe getrennt. Beide Schichten nehmen gegen den Muttermund zu bedeutend an Stärke zu, womit naturgemäß eine starke Umfangsvermehrung des ganzen Organs verbunden ist. Im kranialen Teil des Traktus tritt auch das Bauchfell an diesen heran, indem es denselben zunächst mit einem dorsalen Blatt überzieht. Dieses bringt eine eigene längsgerichtete Muskulatur mit, welche dem Peritoneum eng anliegt; eine die Bauchfellmuskulatur von diesem trennende Bindegewebsschicht, eine Subserosa, ist nicht zu beobachten. Erst später. in der Gegend des inneren Muttermundes wird auch das ventrale Bauchfellblatt, welches ebenfalls eine Längsmuskelschicht besitzt, an dem Traktus sichtbar.

Die Schichtung der Wand des am meisten kranial gelegenen Abschnittes der Scheide ist folgende: Die Schleimhautoberfläche trägt ein geschichtetes Plattenepithel und weist in manchen Fällen einen schwach entwickelten Papillarkörper auf. Man findet dann auch einen grösseren Reichtum an grossen, mehr oder weniger kugeligen Zellen mit starken Kernen, namentlich in der subepithelialen Schicht. Die innere zirkuläre Muskelschicht umgibt die Propria in annähernd gleichbleibender Stärke, die vaginale Längsmuskelschicht hat jedoch ihre Besonderheiten. Man findet, dass an der dorsalen Wand, welche bereits in Verbindung mit dem Bauchfell und dessen Eigenmuskulatur getreten ist, die Längsschicht nur eine dünne Lage bildet, während an der ventralen Seite, wo das Bauchfell noch fehlt, eine auffallende Verstärkung derselben zu beobachten ist. Es scheint, als ob durch diese Verstärkung der Muskulatur an der Stelle, wo das Bauchfell noch fehlt, die Widerstandsfähigkeit der Wand herbeigeführt werden soll, welche dorsal durch das Bauchfell und seine Muskulatur gegeben ist. Auf dem Querschnitt findet sich demnach die Längsmuskulatur als ein Ring, dessen obere Wand sehr dünn, die untere dagegen auffallend dick ist. In derselben Weise, wie die Muskulatur oben weniger angetroffen wird, legt sich, gleichsam als Ersatz, die Bauchfellmuskulatur schalenförmig in nach unten offenem Bogen darüber. In dem Maße nun, wie das obere Bauchfellblatt mit seiner Muskulatur von oben her das Organ immer mehr und mehr überzieht, nimmt die Muscularis longitudinalis interna seitlich ab. Unten dagegen bleibt sie durchweg in ziemlicher Mächtigkeit

bestehen, auch dann, wenn das ventrale Bauchfellblatt mit seiner Muskulatur an den Traktus herangetreten ist. Die peritonealen Muskelblätter sind von der inneren Längsmuskulatur immer durch das Stratum vasculare getrennt, welches die direkte Fortsetzung der vaginalen Adventitia darstellt.

Man könnte vielleicht meinen, der Umstand, dass die beiden Muskelschichten an der dorsalen Wand mehr oder weniger zahlreiche Fasern in das Stratum abgeben, sei die Ursache, weshalb die innere Längslage an dieser Stelle nicht so deutlich in die Erscheinung trete. Dies ist aber nach meinem Dafürhalten nicht richtig, denn, nachdem etwa im Bereiche des Orificium internum das ventrale Bauchfellblatt ebenfalls mit einer längsgerichteten Muskelschicht sich dem Traktus angelagert hat (ohne denselben übrigens wie das dorsale Blatt an den Seiten zu umkleiden), bleibt die innere Längsschicht an dieser Seite als starke gesonderte Lage bestehen, trotzdem dieselbe auch hier Fasern an das Stratum vasculare abgibt. Die Tatsache, dass diese Schicht an der ventralen Seite des Traktus ihre grösste Mächtigkeit aufweist, dürfte von physiologischer Bedeutung sein.

Die Bildung des Muttermundes erfolgt bei den Wiederkäuern in der Weise, dass sich die Schleimhaut und die zirkuläre Muskelschicht nach hinten umbiegen und ein in die Vagina hineinragendes Rohr, die Portio vaginalis uteri bilden, dessen Eingang das Orificium externum darstellt. Um das letztere bildet die Ringmuskulatur einen sehr festen Schliessmuskel. Von hier aus setzt sich dieselbe auf das corpus und die cornua uteri fort. Die vaginale Längsmuskelschicht versucht zwar der Umbiegung zu folgen, und wir finden dementsprechend von ihr radiär gestellte Fasern, was auch Martin erwähnt. Die Hauptmasse derselben jedoch beteiligt sich, ebensowenig wie die Vascularis, an der Umbiegung, sondern geht direkt auf den Uterus über. Die zapfenförmig in das Lumen der Vagina hineinragende Portio vaginalis uteri wird ringsum von der Vagina blindsackförmig umgeben. Das Stratum vasculare, sowie das Bauchfell mit seiner Muskulatur setzt sich ohne Veränderung von der Scheide auf das collum uteri und den Uterus selbst fort.

Die Falten der Scheidenschleimhaut gehen am Orificium externum uteri auf die Schleimhaut des collum uteri über, wodurch der äussere Muttermund beim Rind wie gekerbt erscheint; beim Schaf und bei der Ziege beobachtet man, ebenso wie beim Reh am Orificium meist zwei Lippen. Die Schleimhautfalten erlangen im Cervicalkanal eine bedeutende Höhe; auch besitzen dieselben sekundäre seitliche Einziehungen, bezw. sekundäre Fältchen. In Querschnitten durch den Cervix beobachtet man in den zwischen den Falten liegenden Rinnen und Furchen buchtige, säckchenförmige Erweiterungen, welche Drüsen vortäuschen können.

In das Lumen des Cervikalkanals wölben sich drei ineinander greifende starke Querwülste vor, wodurch das Lumen schlangenförmige Windungen beschreibt. Dadurch, dass die Schleimhaut des Collum

hohe Längsfalten trägt, erhält das Lumen auf dem Querschnitt ein sternförmiges Aussehen.

In einem Falle fand ich bei der Kuh kaudal von dem Muttermund in der Vagina noch einen besonderen eigenartigen Verschluss des Lumens in Form zweier in dasselbe vorspringenden, dem Orificium externum vorgelagerten Querwülste der Vaginalwand, welche einen etwas exzentrisch gelegenen Durchgang liessen. Es ist dies eine ähnliche Bildung wie diejenige im collum selbst, wodurch dort die eigentümliche Schlängelung des Kanals bedingt wird. Sie erinnert ferner an eine Bildung, wie ich sie bei den Carnivoren sah und oben beschrieben habe.

Das vielschichtige Vaginalepithel wird meist im Bereich des äusseren Muttermundes einschichtig, wenn auch individuelle Schwankungen vorkommen. Es besteht aus niederen prismatischen Zellen. deren Protoplasma eine grosse Affinität zu den Schleimfarben aufweist. Irgend welche typische Schleimzellen, etwa Becherzellen konnte ich trotz eifrigem Suchen nicht finden.

Gegen das Orificium internum zu nimmt der Cervicalkanal wieder geraden Verlauf an, und die Schleimhaut zeigt eine Menge hoher schmaler Längsfalten. Drüsen finden sich im allgemeinen nicht im Collum, doch beobachtete ich bei einem Kalbe in der Nähe des Orifiicum internum schon kleine Uterindrüsen. Immerhin bildet dies nicht die Regel. Das Orificium internum ist bei den Ruminantien vom Uterus dadurch ziemlich scharf abgesetzt, dass die hohen Längsfalten des Cervix plötzlich niedrig werden und in das corpus uteri ausstrahlen.

Das corpus uteri ist bei den Wiederkäuern, insbesondere beim Rind, sehr kurz, da die äusserlich sichtbare Trennung des corpus uteri in die beiden coruna viel weiter kopfwärts liegt, als die Scheidung im Innern erfolgt. Letztere wird bereits eine kurze Strecke vom Orificium internum durch zwei in der Medianlinie von der dorsalen und ventralen Wand in das Lumen vorspringenden Längsfalten eingeleitet. Die Falten fliessen bald zusammen und führen so eine vollständige Scheidung herbei, welche jedoch äusserlich noch nicht bemerkbar ist.

Das corpus uteri baut sich ebenso wie die cornua uteri aus denselben Wandschichten auf wie das collum. Die Mucosa, welche jetzt von einem hohen Zylinderepithel bedeckt ist, lässt drei Schichten unterscheiden. Die oberste Schicht der Propria ist von Ellenberger wegen ihres Reichtums an grossen, rundlichen, leukozytären Zellen als Stratum cellulare bezeichnet worden; die mittlere zeigt mehr netzartige Anordnung, weshalb Ellenberger dieselbe Stratum reticulare nannte. Die unterste, mit der Muscularis eng verbundene Lage erhielt von demselben Autor wegen ihres faserigen, zum Teil durch die Beimengung von Muskelfasern bedingten Aussehens den Namen Stratum fibrillare. Doch sind diese Schichten nicht streng von einander geschieden. ebenso wenig wie die Propria selbst von der Muscularis

circularis. Die ganze Propria stellt ein Stratum glandulare dar, denn sie ist die Trägerin der Uterindrüsen, die Ausstülpungen des Oberflächenepithels sind und hohle Zellröhren bezw. Schläuche bilden, welche sich aus hohen, schmalen Zellen zusammensetzen, deren Kerne meist am Grunde derselben liegen. Die Drüsenepithelien werden von einem zarten Netzwerk von Bindegewebsfasern umsponnen, denen viele feine Blutgefässe, bezw. ein Kapillarnetz, elastische Fasernetze und Muskelfasern beigemengt sind. Eine besondere kutikulare Grenzmembran konnte ich nicht beobachten. Die näheren Angaben hierüber folgen später in einem besonderen Abschnitt.

Die Drüsen zeigen in der obersten Schleimhautschicht meist geraden Verlauf, während sie in der Tiefe geschlängelt sind und sich nahe der Muscularis oft zu einem Knäuel zusammenballen. Die Drüsen teilen sich in ihrem mittleren Drittel oft in zwei oder auch in drei Aeste.

Sowohl im Körper als in den Uterushörnern bildet die Schleimhaut bekanntlich auch die den Wiederkäuern charakteristischen Karunkeln, die auch Uteruskotyledonen im Gegensatz zu den Placentarkotyledonen genannt werden. Diese Karunkeln sind frei von Drüsen, sie bauen sich aus dem Propriagewebe auf und enthalten starke, von der zirkulären Muskelschicht stammende Muskelbündel. Ihr Grundgewebe ist rein reticulär und enthält viele Leukozyten. Einige Uterindrüsen münden oft an den tiefsten Stellen der Karunkeln seitlich in die Uterushöhle; sie liegen also mit ihrem Mündungsstück scheinbar in den basalen Teilen der Karunkeln.

Dem Stratum proprium mucosae folgt wieder direkt die Kreismuskelschicht, welche im corpus und in den cornua eine beträchtliche Dicke aufweist und sich auch auf die Tuben in wenig verminderter Stärke fortsetzt. Es müsste nun im corpus und cornu uteri die innere (vaginale) Längsmuskelschicht folgen, entsprechend dem Aufbau der Vagina. Diese Muskelschicht wird aber kranialwärts immer undeutlicher. Sie ist als eine eigene, gesonderte Schicht bereits im corpus kaum noch nachzuweisen, in der Wand der cornua uteri ist dieselbe gar nicht mehr auffindbar, weil ihre Fasern sich im Stratum vasculare verlieren. Ja sogar von der Ringschicht gehen viele und starke Muskelbündel in schräger Richtung ab und treten in das Stratum vasculare ein, das sie schief durchsetzen, um sich der peritonealen Längsmuskulatur anzulegen, an welcher sie oft eine besondere, ziemlich starke zirkuläre Lage bilden.

Es sind also an Muskelschichten im Horn des Uterus der Wiederkäuer zu unterscheiden:

A. Die innere zirkuläre Schicht,

B. Die externe Muskulatur, bestehend aus der äusseren peritonealen Längslage und einer derselben nach innen angelagerten Kreisschicht.

Die innere Muskulatur ist durch das äusserst muskulöse Stratum vasculare, in welchem die innere Längsschicht (die Muscularis longi-

tudinalis interna) aufgegangen ist, von der externen getrennt. Es folgen also in der Uteruswand die Schichten folgendermaßen aufeinander:

1. Das Stratum epitheliale,
2. „ „ glandulare,
3. „ „ musculare circulare,
4. „ „ vasculare, welches stark muskulös ist und das das Stratum musculare longitudinale vaginale in sich aufgenommen hat,
5. ein dünnes Stratum musculare circulare, welches von 3 abstammt, jedoch nicht in allen Fällen gefunden wird,
6. ein subseröses Stratum musculare longitudinale,
7. das Peritoneum.

Die Muskelfasern der Gefäßschicht zeigen keine einheitliche Richtung, sondern verlaufen in den verschiedensten Richtungen, doch herrschen schiefe und zirkuläre Bündel vor.

Diese Verschiebung in der Anordnung der Muskulatur ist dadurch verursacht, dass, wie bei allen Tieren, so auch hier, nur noch in verstärktem Maße das Bestreben vorliegt, die Muskulatur des eigentlichen Genitaltraktus mit derjenigen des Bauchfells, also der adventitiellen mehr oder weniger zu verbinden, und zwar durch das Stratum vasculare, das zu diesem Zweck eben selbst auf Kosten der inneren (vaginalen) Längsmuskelschicht sehr muskulös wird. Durch dieses Bestreben wird die Muskulatur des Uterus zu einem Ganzen vereinigt, was für den physiologischen Zweck dieses Organs von grosser Wichtigkeit ist.

Die Schichten der Hörner setzen sich auf die Tuben fort, wo dieselben, mit vorläufiger Ausnahme der inneren Kreisfaserschicht, eine bedeutende Reduktion erfahren. Gegen das Tubenende besteht die Wand der Tube nur noch aus einer dünnen, die Gefässe etc. führenden Bindegewebslage, welcher nach aussen das platte Bauchfellepithel, nach innen das hohe Zylinderepithel aufliegt. Die Kreismuskelschicht nimmt langsamer als die übrigen Schichten an Stärke ab, um erst gegen das abdominale Ende der Tuben aufzuhören. Dagegen wird die peritoneale Muskelschicht sehr bald so dünn, dass dieselbe als solche nicht mehr in die Erscheinung tritt. Immerhin möchte ich betonen, dass dieselbe zweifellos auf die eigentliche Tube, d. h. denjenigen Teil des Traktus übergeht, welcher wie bei anderen Tieren so auch bei den Wiederkäuern frei von Drüsen befunden wird, dafür aber ein kompliziertes Faltensystem erkennen lässt. Im übrigen verhält sich die Tube ähnlich wie bei den bereits beschriebenen Tiergattungen.

Pferd — Equus caballus.

Perissodactyla

Der Uterus des Pferdes ist im Grossen und Ganzen demjenigen der Wiederkäuer sowohl makroskopisch wie mikroskopisch ähnlich, und kann ich mich deshalb kurz fassen.

An der Vagina lassen sich wie bei anderen Tieren die drei bekannten Schichten nachweisen; die Muscularis lässt ebenfalls eine

stärkere innere zirkuläre und eine äussere, schwächere, längsverlaufende Schicht erkennen. Der Nachweis der letzteren ist manchmal etwas schwer, da im gesamten Genitaltraktus des Pferdes die Muskelschichten von vielem Bindegewebe durchzogen sind. Diese eigentliche Vaginalmuskulatur wird im kranialen Abschnitt der Vagina und im Uterus, wie wir dies bis jetzt stets gesehen haben, durch das Stratum vasculare von der mit dem Bauchfell sich anlagernden Längsmuskellage getrennt. Es ist allerdings oft schwer, im Uterus des Pferdes die ursprüngliche Herkunft der einzelnen Muskelschichten sofort zu erkennen, weil hier das Stratum vasculare infolge seines überaus grossen Reichtums an Muskelfasern als trennende intermuskuläre Schicht kaum in die Erscheinung tritt. Im übrigen verhalten sich die Muskelschichten ähnlich wie beim Rind, namentlich sind die Fasern der inneren Längsschicht im Bereich des Muttermundes deutlich radiär gestellt. Die peritoneale Längsmuskulatur erscheint verhältnismässig schwach.

Schwein — Sus scrofa.

Die Wand des Genitalrohrs setzt sich in gleicher Weise zusammen, wie bei allen bis jetzt beschriebenen Tieren, nämlich aus Mucosa, Muscularis und Adventitia, bezw. Serosa. Die Propria mucosae ist reich an elastischen Elementen, dagegen arm an Zellen. Das Vaginalepithel ist mehrschichtiges Plattenepithel, die Propria ist relativ fest und derb und stellt eine drüsenlose, elastische Fasern enthaltende Bindegewebshaut dar, welche an der vom Epithel bedeckten Oberfläche einen schwachen Papillarkörper bildet. Die mit der Propria mucosae fest verbundene Muscularis besteht aus zwei Schichten, einer inneren, stärkeren, zirkulären und einer äusseren, schwächeren, longitudinalen Lage; die letztere besitzt eine beträchtliche Dicke und fällt beim Betrachten von Präparaten sofort als gesonderte Schicht auf. An Querschnitten durch das Collum uteri (Fig. 3) lässt sie sich schon mit unbewaffnetem Auge sehr gut erkennen. Beide Muskelschichten liegen direkt einander an, kleine Gefässe zwischen sich führend. Die Längsschicht verdickt sich an der ventralen Seite des Rohres, während sie an der dorsalen Fläche, ebenso wie beim Rind und Pferd, weniger deutlich zu sehen ist. Von den inneren Muskelhäuten durch die Adventitia, resp. die Fortsetzung derselben, das gefässreiche Stratum vasculare getrennt, finden wir im kopfwärts gelegenen Abschnitt der Vagina eine dünne Längsmuskelschicht, die sich mit dem Bauchfell dem Traktus anlagert.

Das Bauchfell tritt bekanntlich in Form zweier muskelhaltiger Blätter oben und unten derartig an den Uterus heran, dass es mit einem Blatte die dorsale und mit einem die ventrale Fläche des Uterus überzieht. Indem beide Blätter seitlich vom Uterus zusammentreffen, überziehen sie auch die Seitenflächen desselben. Das dorsale Blatt tritt etwas weiter kaudal an den Genitalschlauch heran als das ventrale und reicht seitlich tiefer an den Seitenflächen herab, sodass beide Blätter fast am ventralen Abschluss der Seitenflächen zusammenstossen. Demnach lagert sich die Längsmuskulatur, welche das dorsale Bauch-

fellblatt begleitet, auch den Seitenwänden des Uterus an, so dass die beiden im kranialen Teil der Vagina vorhandenen Längsmuskelschichten zwei ineinander eingeschobene Schläuche bilden, welche allerdings durch das Stratum vasculare voneinander getrennt sind. Das, wie erwähnt, weiter kranial erst sich anlagernde ventrale Bauchfellblatt bringt ebenfalls eine längsgerichtete Muskulatur mit. Auch beim Schwein kann man sehr deutlich beobachten, wie der innere Längsmuskelschlauch nach der ventralen Seite herunterweicht, je mehr der peritoneale dorsale Schlauch das Genitalrohr an den Seiten umfasst (cf. Rind). Beim Schwein finden wir demnach im kranialen Teil der Vagina und im Uterus drei Muskelschichten: eine innere starke zirkuläre, eine darauf folgende innere (vaginale) Längsmuskelschicht und dann eine durch das Stratum vasculare von dieser geschiedene äussere (subperitoneale) Längsmuskellage.

Eine Umstülpung der Vaginalwand zwecks Bildung des Muttermundes findet beim Schwein nicht statt; dieser wird durch eine Reihe von ineinandergreifenden Querwülsten dargestellt; näheres darüber findet man in den veterinär-anatomischen Werken. Die Schleimhaut im Collum trägt kleine Längsfalten, welche wieder kleinere Seitenfältchen besitzen. Das in der Vagina meist geschichtete Plattenepithel wird im Collum einschichtig und besteht aus meist schon sehr hohen Zylinderzellen. Noch mehr fällt die beträchtliche Höhe des Oberflächenepithels im Uterus selbst auf im Gegensatz zu den verhältnismässig niedrigen Drüsenepithelzellen. Die Drüsen, die das corpus und die cornua beherbergen, sind meist sehr lang und von relativ geringem Durchmesser. Dieselben verlaufen vielfach schräg zur Oberfläche, ihr aufgeknäueltes Ende liegt meist dicht an der Muscularis.

Die Schichtung der Uteruswand wird im Körper und den Hörnern dadurch verwischt, dass die Muskelschichten durch das sehr muskulöse Stratum vasculare mehr oder weniger mit einander verflochten werden, wie wir dies auch bei den Wiederkäuern und beim Pferd gesehen haben. Im Horn des Schweineuterus fällt es schwer, das Stratum vasculare als besondere Bindegewebslage überhaupt aufzufinden. Ich werde hierüber in der zusammenfassenden Betrachtung noch näheres mitteilen.

Klammeraffe — Ateles.
Orang-Utan — Pithecus satyrus.
Primates.

Von Affen standen mir leider nur zwei Uteri zur Verfügung, derjenige des Klammeraffen und des Orang. Doch waren die Organe nicht derartig konserviert, dass man gute Schnitte von denselben bekommen konnte. Immerhin genügten dieselben zum Studium der gröberen Strukturverhältnisse, wie Vergleiche meiner Präparaten mit solchen des Dresdener histologischen Instituts ergaben.

Der Aufbau der Wand des Genitaltraktus erfolgt ebenso wie bei den anderen Tieren aus Mucosa, Muskularis und Serosa. Erstere ist

fest mit der Muskularis durch Muskelzüge verbunden und lässt ein stärker geschichtetes Plattenepithel als Auskleidung des relativ weiten Lumens der Vagina erkennen. Die Muscularis vaginae erscheint in der Hauptsache zirkulär angeordnet und durch Bindegewebszüge in Lamellen gespalten. Zwischen letzteren liegen, von längsgerichteten Muskelzügen umsponnen, starke Gefässe. Nach aussen folgt eine lockere gefässreiche Bindegewebsschicht, welcher sich im vordersten Teil der Vagina noch das Bauchfell als Serosa anlagert. Doch ist die längsverlaufende peritoneale Muskulatur, welche bei allen Tieren in recht ansehnlichen Paqueten vorhanden ist, sehr reduziert bei dem Klammeraffen oder fast ganz rudimentär bei dem von mir untersuchten Orang. Ebenso verhält es sich mit dem Stratum vasculare, welches nur im Bereich des Collum deutlich hervortritt. Ich kann in dieser Beziehung die Resultate Sobottas bestätigen, welcher fand, dass im Uterus selbst eine weitgehende Verschmelzung der Schichten eintritt. Ich sah im Uterus die Muskulatur als eine einzige lamellär angeordnete starke Schicht von meist zirkulären Muskelbündeln, zwischen denen mit starken Gefässen anders gerichtete Muskelzüge, besonders schiefe, beobachtet werden. Eine besondere Anhäufung der Gefässe zu einem eigenen Stratum vasculare fand ich nicht Auf die Muskulatur folgt sofort die Serosa mit, wie schon erwähnt, beim Klammeraffen sehr schwachen longitudinalen Muskelfaserzügen.

Einen ganz eigenartigen Befund ergab der Muttermund dieser Tiere. Dieser wird durch zwei von den einander entgegengesetzten Wänden vorspringende Wülste gebildet, von welchen der eine grössere sich in zwei Schenkel spaltet, die eine Rinne zwischen sich lassen. In diese greift der Wulst der Gegenseite ein, wodurch das Lumen einen geschlängelten Verlauf nimmt. Eine wie bei den Wiederkäuern durch Umstülpung der ganzen Wand gebildete Pars vaginalis uteri liegt hier also nicht vor, sondern die Verhältnisse erinnern an die beim Schweine beobachteten.

Genauere Studien bezgl. des Epithels und der Drüsen konnte ich an den mir zugänglichen Objekten leider nicht machen.

Schlussbetrachtung.

Hinsichtlich des Aufbaues der Wand des Genitalkanals, also der Vagina (abgesehen von dem Vestibulum vaginae), des Uterus und der Tuben haben meine Untersuchungen zu folgenden Ergebnissen geführt:

Die Wand des Genitalrohrs lässt bei allen untersuchten Tieren drei Schichten erkennen; wir finden:

1. eine Tunica interna,
2. eine Tunica media,
3. eine Tunica externa.

1. Die Tunica interna stellt eine bindegewebige, in der Vagina den kutanen, im Uterus dagegen den Drüsenschleim-

häuten zuzurechnende Innenschicht dar, welcher das Stratum epitheliale aufsitzt; dieses besteht in der Vagina aus einem meist mehrschichtigen Plattenepithel, im Uterus und in den Tuben aus einschichtigem Zylinderepithel.

2. Die Tunica media ist eine Muskelhaut von verschiedenartiger Schichtung.

3. Die Tunica externa stellt eine bindegewebige, fibröse, mehr oder weniger lockere und Gefässe führende Schicht dar (Membrana fibrosa sive adventitia), welche in der Vagina, abgesehen von ihrem kranialen Teil, die äussere Umhüllung des Genitalrohres bildet. Sie führt schon im Scheidenteil Gefässe mit sich, deren Zahl und Grösse nimmt jedoch im corpus und in den cornua uteri ganz wesentlich zu, sodass neben der oben gebrauchten Bezeichnung „Fibrosa oder Adventitia“ die Benennung „Stratum vasculare“ durchaus gerechtfertigt ist.

Im letzerwähnten Scheidenabschnitt, sowie im Uterus und in den Tuben lagert sich ausserdem das Bauchfell mit einer eigenen Muskulatur an und bildet jetzt die äussere Begrenzung des Genitalrohres. Bei allen untersuchten Tieren bringt das Bauchfell eine eigene, fest mit ihm verbundene, in ihrer Anordnung sehr charakteristische, längsgerichtete Muskulatur mit; diese liegt demnach, da das Bauchfell und seine Muskulatur das oben beschriebene Genitalrohr überzieht, stets nach aussen von der Membrana fibrosa resp. vascularis.

In Rücksicht darauf, dass die Tunica interna, media und fibrosa (vascularis) sich über das ganze Organ erstrecken und ein in sich abgeschlossenes Ganzes bilden, zu welchem erst später das Bauchfell mit seiner Muskulatur hinzukommt, müssen die vorerwähnten Schichten als die eigentlichen Wandschichten des Genitalrohres angesehen werden. Das Bauchfell mit seiner Muskulatur dagegen ist zweifellos als etwas angelagertes zu betrachten. Nichtsdestoweniger ist das Hinzugekommene ein integrierender Bestandteil der keimleitenden Organe der weiblichen Haussäugetiere.

Das Bauchfell legt sich mit seinem dorsalen und ventralen Blatte nicht gleichzeitig an das Genitalrohr an, das dorsale Blatt erscheint früher, d. h. es reicht weiter kaudal als das ventrale, eine Erscheinung, die bekannt ist. Auch das Verhalten des Bauchfells und seiner Muskulatur am Ende der Hörner ist

bekannt. Von verschiedenen Autoren, so auch von Sobotta, wird darauf hingewiesen, dass das Bauchfell mit seiner Muskulatur den Zwischenraum überspringt, wo am Ende des Hornes das Genitalrohr sich kaudal umbiegt. Hiervon wird später noch die Rede sein.

Die einzelnen Schichten sollen nun einer näheren, vergleichenden Betrachtung unterzogen werden. Die Mucosa der Vagina besteht aus einem Gerüst fibrillären Bindegewebes, in welchem viele elastische Fasernetze und zellige Elemente in sehr wechselnder Zahl und manchmal auch Muskelfasern neben Gefässen und Nerven beobachtet werden. Die Mucosa der Vagina ist relativ zellarm, derb und fest. Im Uterus und den Tuben besteht das Grundgewebe der Schleimhaut wesentlich aus retikuliertem Bindegewebe und ist im allgemeinen viel reicher an leukozytären Zellen, welche sich meist in der subepithelialen Schicht der Propria anhäufen. Ellenberger hat deshalb diese Lage als Stratum cellulare sive granulosum bezeichnet im Gegensatz zu der mittleren Schicht, die ärmer an Zellen ist, und an der im Uterus und in den Tuben die retikuläre Natur mehr in die Erscheinung tritt, die er deshalb Stratum reticulare nannte. Die tiefste, schon meist recht muskulöse Lage macht einen faserigen Eindruck und wurde deshalb von ihm als Stratum fibrillare bezeichnet.

Die Propria muscosae vaginae ist bei allen Tieren drüsenfrei, beim Rind und Schwein fand ich im kranialen Abschnitt der Scheide vereinzelte Lymphfollikel. Auch beobachtete ich in dem halbmondförmigen, die Pars vaginalis uteri ringförmig und konzentrisch umscheidenden Blindsack der Vagina, dem Fornix vaginae, in einem Falle bei der Katze kurze zapfenartige Einstülpungen des niedrigen Epithels, die eine grosse Ähnlichkeit mit Drüsen zeigten und morphologisch von solchen nicht mit Sicherheit zu unterscheiden waren; ob diese vereinzelt beobachteten Bildungen aber tatsächlich als echte Drüsen anzusehen sind, lasse ich dahingestellt. Als Regel steht fest, dass die Vagina Drüsen nicht besitzt. Dasselbe gilt von der Propria mucosae des Cervicalkanals, wo man bei vielen Tierarten ein oft sehr kompliziertes Faltensystem sieht. Die Recessus, Rinnen und Furchen zwischen den Falten zeigen oft buchtige Erweiterungen, die wohl schon als Drüsen aufgefasst worden sind,

zumal das Epithel derselben, wie dasjenige des Collum überhaupt, eine grosse Affinität zu den sogenannten Schleimfarben besitzt. An einzelnen Querschnitten ist es tatsächlich nicht möglich, festzustellen, ob es sich um Drüsen handelt oder nicht; dass es Querschnitte von Rinnen und Falten sind, lehrten erst Serienschnitte. In einem Falle konnte ich beim Kalbe gegen das kraniale Ende des Cervicalkanals schon die Anfänge der Uterindrüsen beobachten, ein Befund, der aber nicht verallgemeinert werden darf. Die Uterindrüsen finden sich im corpus und in den cornua uteri als tiefe Ausstülpungen des Oberflächenepithels, welche entweder einfach sind oder sich in zwei oder drei Äste gabelig teilen. Die Drüsen enden blind an der Grenze der Propria und Muskularis und erscheinen oft zusammengeknäuelt. Bei den Carnivoren kommt zu gewissen Zeiten, nach Strahl zur Zeit der Brunst, noch eine zweite Art Drüsen vor, die sog. Krypten. Ich kann diesen Befund nur bestätigen, da ich die Krypten an Schnittserien vom Hunde unzweifelhaft nachgewiesen habe. Es handelt sich bestimmt nicht um Schrägschnitte von langen Uterindrüsen, als welche Kondratowicz diese Gebilde ansehen zu sollen glaubte. Die Tuben sind frei von Drüsen, und es scheint, als ob die Drüsen durch weitgehendste Fältelung der Schleimhaut ersetzt werden sollten. Durch Abzweigung von secundären und tertiären Fältchen entstehen oft sehr komplizierte Nischensysteme, die auf Querschnitten leicht Drüsen vortäuschen können.

Das Oberflächenepithel des Traktus zeigt verschiedene Form. In der Vagina der erwachsenen Tiere findet man im allgemeinen vielschichtiges Plattenepithel, dessen oberste Schichten zuweilen die Erscheinungen der Verhornung zeigen. Dieses Epithel sitzt mit seinen Basalzellen (Stratum germinativum) der Propria der Mucosa direkt und ohne Vermittelung einer subepithelialen Cuticula (Basalmembran) auf. Die Propria der Schleimhaut ist an ihrer Oberfläche entweder glatt oder sie bildet Papillen, ein corpus papillare, welches dann von dem Epithel vollständig derart bedeckt wird, dass die Zwischenräume zwischen den Papillen ausgefüllt werden, und die Oberfläche eine horizontale Fläche bildet. Im allgemeinen ist jedoch der Papillarkörper nur schwach entwickelt. Bei jungen Hunden fand ich vielfach in der Vagina einschichtiges regelmässiges Plattenepithel. Der Übergang von

der Vagina in den Uterus, bezw. in das collum uteri wird gewöhnlich durch den Wechsel des Epithels angedeutet, indem dasselbe einschichtig wird und sich aus höheren Zellen von prismatischer Form zusammensetzt. Diesen Charakter behält das Epithel bis gegen das Ende des Cervicalkanals. Auffallend ist die Erscheinung, dass das geschichtete Pflasterepithel der Vagina zapfenförmig und oft sehr weit in das Gebiet des einschichtigen Collumepithels hineinragt und weiterhin merkwürdig, dass dies hauptsächlich an der dorsalen und ventralen Wand geschieht, während an den Seiten das Pflasterepithel zurückbleibt. Bei der Katze ist dies Verhalten des Epithels am meisten hervortretend. Wie schon oben gesagt, färben sich die Zellen des Collumepithels sehr stark mit den als Schleimfarben bekannten Tinktionsmitteln, so mit Thionin, Bismarckbraun etc. Die Zellen des Oberflächenepithels des Collum sind zweifellos als Schleimbildner anzusehen, denn sie enthalten Mucin, im Gegensatz zu den Epithelzellen im Uterus und in den Tuben, die keinerlei Mucinreaktion zeigen. Hier wird der Epithelbelag durch meist sehr hohe, schmale, zylinderförmige Zellen gebildet, welche nicht immer Wimpern tragen. Das Nähere hierüber folgt unten.

Nach meinen Untersuchungen zeigen die Uterindrüsen in den verschiedenen Altersstadien und Funktionszuständen unterschiedliches Verhalten. Hierauf einzugehen, muss ich mir versagen.

Soweit aus meinen Untersuchungen ein Schluss gezogen werden kann, darf gesagt werden, dass die Mucosa bei allen Tieren von einer Kreismuskelschicht umschlossen ist, welche derselben ohne Vermittelung einer besonderen Bindegewebsschicht folgt, d. h. eine subglanduläre Submucosa fehlt. Der Zusammenhang dieser beiden Schichten wird durch den gegenseitigen Austausch ihrer Elemente, insbesondere auch durch das Einstrahlen von Muskelbündeln so fest, dass es nicht gelingt, dieselben glatt von einander zu lösen.

Die pathologischen Anatomen reden oft von einer Submucosa; Ellenberger hat eine gleiche Bildung bei alten Pferden und Kühen beobachtet, welche er ebenfalls als Submucosa anspricht. Es ist deshalb notwendig, dass ich mich zur Submucosafrage äussere, auch schon aus dem Grunde, weil man nicht selten bei Erkrankungen des Uterus von Veränderungen liest, welche die Submucosa aufweise. Die pathologischen Anatomen verstehen

darunter stets eine subglanduläre, also eine zwischen dem Stratum glandulare uteri und dem Stratum musculare circulare gelegene, mehr oder weniger lockere Bindegewebsschicht. Aus den Beschreibungen ergibt sich, dass eine Verwechselung mit dem Stratum vasculare ausgeschlossen ist.

Meine Erfahrungen inbezug auf die sogenannte pathologische und senile Submucosa sind folgende: Makroskopisch sieht man, dass die periphere Schicht der Propria fest auf der Ringmuskulatur aufsitzt. Die Hauptmasse der Mucosa dagegen erscheint locker mit dieser Unterlage verbunden und ist leicht verschiebbar.

Dieser Umstand erweckt den Anschein. als ob tatsächlich eine Submucosa vorhanden sei, welche ihrer Konsistenz nach von der Propria wesentlich verschieden ist. Untersucht man jedoch die Präparate mikroskopisch, so ergibt sich, dass die an die Muskulatur angrenzende Partie dieser vermeintlichen Submucosa die blinden Enden von Uterindrüsen enthält (Fig. 6); es kann also in diesem Falle von einer die Propria mucosae von der Muscularis circularis trennenden Bindegewebsschicht — einer echten Submucosa — nicht gesprochen werden. Dies Verhalten zeigt im Gegenteil, wie fest die Verbindung dieser beiden Schichten ist. Dass bei pathologischen Veränderungen der Uteruswand das Bindegewebe sich derart vermehrt, dass eine drüsenfreie subglanduläre Schicht entstehen kann, oder dass die Drüsenenden an der Peripherie zu Grunde gehen, soll zugegeben werden. Nur will ich nicht verfehlen, darauf hinzuweisen, dass ich bei trächtigen Hunden zwischen dem Stratum glandulare und musculare circulare einige kleine Gefässe fand, die von Bindegewebszügen begleitet waren; ich sah dies auch bei alten multiparen Individuen anderer Tierarten. Doch kann ich mich nicht dazu verstehen, diesen, wenn auch auf physiologischem Wege entstandenen, aber am nicht schwangeren Uterus nicht vorhandenen Zustand als ein Moment anzusehen, welches für das Vorhandensein einer Submucosa spricht. Wenn man eine solche sucht, so würde man sie naturgemäss an dieser Stelle vermuten. Es unterliegt gar keinem Zweifel, dass die Submucosa der Pathologen und die senile Submucosa Ellenbergers Erscheinungen sind, deren Entstehen pathologisch und physiologisch wohl erklärt werden kann, dass sie aber unter normalen Verhältnissen, namentlich am jungfräulichen Uterus nicht gefunden werden.

Die *Schichtung der Muskulatur* der Uteruswand weist bei den untersuchten Tierspezies Verschiedenheiten auf; bei allen Tieren muss man aber zwischen der Eigenmuskulatur des Genitalschlauchs und der accessorischen, angelagerten, erst mit dem Bauchfell an den Genitaltraktus herantretenden Muskulatur unterscheiden. Nach aussen von der Eigenmuskulatur folgt stets eine Gefässe und Muskelfasern führende *Bindegewebsschicht*. Diese bildet entweder die äusserste Wandschicht oder sie schiebt sich mit dem Erscheinen des Bauchfells zwischen die Eigenmuskulatur und die Peritonealmuskulatur ein und wird eventuell dadurch, dass die ihr zugehörigen Muskelfasern mit denen der anderen Schichten sich vereinigen, undeutlich. Diese Zusammensetzung der Wandmuskulatur des Genitalschlauchs aus mehreren Schichten verschiedenen Ursprungs bringt es mit sich, dass man bei der Beschreibung der Muskelschichten beide Arten der Muskulatur wohl auseinander halten muss.

Die Muskulatur bildet am Genitalschlauch der *Nagetiere* und *Insektivoren* einen einfachen Muskelschlauch mit zirkulärem Faserverlauf um die Propria mucosae der Vagina und des Uterus; bei den *Fleischfressern*, den *Wiederkäuern*, dem *Pferd* und Schwein sondert sich die im kaudalen Abschnitt der Vagina vorhandene, in der Hauptsache zirkulär verlaufende oder verworren erscheinende Eigenmuskulatur kranial in zwei Schichten, eine innere, meist stärkere mit kreisförmigem und eine äussere, schwächere mit longitudinalem Faserverlauf. Die beiden Schichten sind nicht durch Bindegewebe von einander getrennt. Höchstens findet man einige kleine Gefässe an der Grenze der beiden Lagen. Bei den Wiederkäuern und dem Pferd sind die Bündel der Längsschicht infolge der Einlagerung starker Bindegewebszüge strangförmig angeordnet, infolge dessen bildet diese Schicht keinen kompakten Schlauch um die zirkuläre Lage.

Die subglanduläre Kreisfaserschicht setzt sich ohne wesentliche Veränderung auf Uterus und Tube fort, um erst gegen das abdominale Ende der letzteren ganz zu verschwinden. Die Schicht erfährt an der Cervix und am Übergang des Uterus in die Tube eine oft bedeutende Verstärkung und bildet so den Sphincter cervicis uteri und den Sphincter tubae uterinae.

Die *innere Längsmuskelschicht*, die wie die Kreisfaserschicht vaginalen Ursprungs ist, bildet um die zirkuläre Lage einen

zweiten Muskelschlauch, welcher sich bei den Carnivoren in annähernd gleicher Stärke um jene lagert; bei den Wiederkäuern, dem Pferd und Schwein erlangt diese Muskulatur besonders an der ventralen Seite des Rohres eine beträchtliche Stärke, und zwar auffallenderweise gerade in demjenigen Abschuitt der Vagina, wo das ventrale Bauchfellblatt mit seiner (ebenfalls longitudinalen) Muskulatur noch fehlt. In dem sonstigen Verhalten dieser inneren Längsschicht kommen vielfache Änderungen vor, sowohl hinsichtlich ihrer Stärke als auch bezüglich ihrer Lagerung um das Rohr. Im Collum und im Uterus tritt dieselbe als gesonderte Schicht nur bei den Carnivoren in die Erscheinung und zwar am deutlichsten in dem seitlichen dreieckigen Raum, welcher sich zwischen der Ringfaserschicht und den Platten des Bauchfells befindet und ferner an der Teilungsstelle des corpus in die cornua uteri. An der ventralen und dorsalen Seite desselben ist diese Muskulatur weniger deutlich sichtbar, weil hier die Fortsetzung der Adventitia, das Stratum vasculare, infolge seines Reichtums an Muskelfasern dieselbe verdeckt. Noch mehr tritt dies ein bei den Wiederkäuern, dem Pferd und Schweine, bei welchen Tieren die innere, in der Vaginalwand leicht nachweisbare Längsschicht im Uterus als eigene Schicht überhaupt nicht mehr nachzuweisen ist. Dies hat seinen Grund in der Hauptsache darin, dass ganz allgemein im Aufbau der Uteruswand das Bestreben zum Ausdruck kommt, die Muskelschichten des eigentlichen Genitalrohrs, also die Eigenmuskulatur desselben, mit der accessorischen, das ist der mit dem Bauchfell an den Uterus gelangenden, mehr oder weniger zu einem funktionellen Ganzen zu verbinden. Diese Verbindung erfolgt dadurch, dass das Stratum vasculare zu diesem Zweck selbst muskulös wird, und zwar auf Kosten einer ganzen Muskelschicht, eben der inneren (vaginalen) Längsschicht, welche in dem Stratum vasculare völlig aufgeht. Ja die Tendenz, die ursprüngliche und die hinzukommende Muskulatur fest miteinander zu verbinden, geht bei den Wiederkäuern und beim Pferd, weniger beim Schwein, so weit, dass sogar starke Bündel der Ringfaserschicht sich von diesen abspalten, das Stratum vasculare schräg durchsetzen und sich der externen peritonealen Muskulatur anlagern und daselbst eine oft ziemlich bedeutende Schicht bilden. Indessen lässt sich

der Nachweis sehr leicht führen, dass es sich um abgesprengte Bündel der Kreisfaserschicht handelt, dadurch, dass die abgespaltenen Muskelzüge keineswegs eine ununterbrochene Schicht um das Rohr bilden, sondern vielfach auseinandergerissen erscheinen. Diese nach aussen vom Stratum vasculare auftretenden Züge der Ringfaserschicht hat Ellenberger als eine besondere äussere Kreisfaserlage aufgefasst und beschrieben. Diese Deutung ist aber, wie wir gezeigt haben, nicht richtig.

Infolge der bedeutenden Zunahme der Muskelfasern im Stratum vasculare tritt diese Schicht im Uterus nicht als trennendes bindegewebiges Stratum, sondern mehr als verbindende muskulöse Schicht in die Erscheinung; deshalb fällt es bei den Wiederkäuern und auch bei Pferd und Schwein oftmals schwer, das Stratum vasculare als solches zu erkennen. Ich komme damit noch auf einen zweiten Umstand zu sprechen, welcher ebenfalls dem Zwecke dient, die Muskelhäute des Uterus zu einem gemeinsamen physiologischen Zweck zu verbinden. Man beobachtet, dass bei den Tieren mit langen, geraden Uterushörnern, den Carnivoren, die innere Längsschicht im ganzen Uterus erhalten bleibt, weil dieselbe, ebenso wie die durch das Stratum vasculare von ihr getrennte peritoneale Längsschicht beim Gebärakte zur Entleerung der Ampullen der Uterushörner notwendig ist. Bei den Wiederkäuern und dem Pferd, bei welchen Tieren die relativ kurzen Uterushörner, von denen in der Regel nur eins einen einzigen Embryo enthält, sich mehr nach Art eines Gummiballons durch kombinierten Druck entleeren, nimmt im Horn die in der Vagina längs verlaufende, im Collum radiär gestellte innere Längsschicht einen mehr schiefen oder selbst zirkulären Verlauf an, ebenso wie die Muskelfasern im Stratum vasculare, welche ja zum grossen Teil aus der ersteren stammen. Es ist überhaupt auffallend, dass, je kürzer die Uterushörner werden, alle längsgerichteten Muskelschichten, so auch die peritoneale, auf Kosten der zirkulären und schrägen schwinden. Dies zeigt deutlich auch der Uterus simplex der Affen, wo die peritoneale Muskelschicht nur sehr dünn erscheint oder völlig rudimentär wird, die innere Muskulatur dagegen sehr stark ist und eine einheitliche Schichtung nicht aufweist, denn hier finden sich meist zirkuläre und schiefe Bündel in mehrfacher Aufeinanderfolge vor. Das sonst muskulöse Stratum vasculare liegt bei diesen Tieren

relativ weit nach aussen und ist auch an und für sich nur schwach entwickelt. Nach der Vorstellung, die ich aus Beschreibungen des menschlichen Uterus und durch Abbildungen von Präparaten desselben gewonnen habe, wird hier die peritoneale Muskulatur noch mehr rudimentär, die eigentliche Muscularis uteri aber noch verwirrter, ein Befund, den ich mir nach der vorstehenden Überlegung sehr gut erklären kann, denn der Uterus simplex stellt ein Organ dar, bei welchem es vor allem auf eine möglichst einheitliche, hier die Frucht austreibende Wirkung der Muskulatur ankommt, welche am besten durch ineinandergreifende Muskelplatten mit verschiedener Verlaufsrichtung ihrer Fasern erreicht wird. Dass hier longitudinale Fasern fast völlig fehlen, dagegen Schichten von schiefen und zirkulären Fasern vorhanden und stark ausgebildet sind, erscheint nach dem Gesagten ganz erklärlich, ebenso, dass ein breites Stratum vasculare in der Form, wie es bei den Tieren vorkommt, nicht beobachtet wird.

Der Eigenmuskulatur des Genitaltraktus folgt nach aussen, wie wiederholt erwähnt, in der Vagina eine lockere Fibrosa als Adventitia, welche sich auf den Uterus und die Tuben direkt fortsetzt und dort wegen ihres Gefässreichtums als Stratum vasculare zu bezeichnen ist. Diese Schicht ist die Trägerin der grösseren Blut- und Lymphgefässe und der Nerven, und in dieser Beziehung mit der Submucosa des Verdauungstraktus zu vergleichen; in derselben findet man zahlreiche grössere und kleinere Ganglien.

Ausserhalb der Gefäßschicht folgt am kranialen Ende der Vagina, am Uterus und an den Tuben das Bauchfell mit einer längsgerichteten Muskelschicht, welche beide dem Verlauf des Genitalrohrs folgen. Die Muskulatur des Bauchfells verschwindet in den Tuben. Über die Beziehungen, welche die peritoneale Muskulatur mit der Eigenmuskulatur des Traktus eingeht, ist das wesentlichste bereits oben gesagt.

Der Uterus erscheint bei allen untersuchten Tieren mehr oder weniger deutlich von der Vagina abgeschlossen. Dieser Abschluss wird je nach der Tierart in verschiedener Weise erreicht. Er ist z. B. beim Maulwurf und bei manchen Nagern nur unvollkommen und wird dadurch angestrebt, dass eine breite Längsfalte in das Lumen der Vagina vorspringt und dieses verengert.

Von Bedeutung für die Herbeiführung eines vollkommeneren Abschlusses ist das Vorhandensein eines starken Sphinkters. Diese einfachen Verhältnisse bedingen, dass das Lumen des Uterus die direkte Fortsetzung des Vaginalkanales bildet. Bei anderen Tieren, so beim Meerschweinchen, bei den Carnivoren, den Wiederkäuern und dem Pferd kommt es jedoch zur Bildung eines neuen Lumens, dessen Anfang man als Muttermund — Orificium uteri — bezeichnet hat. Diese Bildung kommt aber auf verschiedene Weise zustande; beim Meerschweinchen und den Fleischfressern entsteht die neue Öffnung dadurch, dass in einem Längswulst der Vaginalwand durch Einstülpung zwei Falten gebildet werden, welche eine Rinne bedingen und das neue Lumen zunächst als Halbkanal und später durch Verschmelzung ihrer freien Enden vollständig umschliessen. Bei den Wiederkäuern und dem Pferd geht die Muttermundsbildung in der Weise vor sich, dass sich die Schleimhaut und Ringmuskelschicht nach hinten umbiegen, wodurch ein in die Vagina hineinragendes Rohr entsteht. Beim Schwein und den von mir untersuchten Affen geht das Vaginallumen direkt in dasjenige des Uterus über; die Abtrennung beider Höhlen von einander wird hier durch einander entgegenstehende Querwülste bewirkt. Die Muttermundsbildung bei den letztgenannten Tieren hat demnach Ähnlichkeit mit den beim Maulwurf und manchen Nagern beobachteten Zuständen.

Im Anschluss an die Besprechung der verschiedenen Muttermundsbildungen möchte ich auch die Einteilung der Uteri nach ihrer äusseren Form und die dabei zugrunde gelegten Gesichtspunkte einer näheren Betrachtung unterziehen, da die diesbezüglichen Angaben der Literatur nicht ganz mit den Ergebnissen meiner Untersuchungen in Einklang stehen. Man beobachtet bekanntlich bei vielen Tieren eine mehr oder weniger weitgehende Vereinigung der paarig angelegten Geschlechtsgänge von dem kaudalen Ende aus. Je nach der Ausdehnung dieser Verschmelzung hat man verschiedene Uterustypen aufgestellt, nämlich:

1. Den Uterus duplex mit doppeltem Muttermund,
2. „ „ bipartitus mit einfachem Muttermund,
3. „ „ bicornis mit gesonderten vorderen Hälften der Gebärmutter,
4. „ „ simplex mit einfacher Gebärmutterhöhle.

An dem Uterus simplex bezeichnete man die vorhandene einzige Höhle als corpus uteri und trennte davon noch den vordersten, kappenartig über die Abzweigungsstelle der Tuben hervorragenden Abschnitt, den fundus uteri ab. Bei dem Uterus bicornis unterschied man zwischen dem ungeteilten corpus uteri und den beiden nach vorn von diesem abgehenden cornua uteri. Bei allen Uterusformen geht das corpus uteri, welches bei dem Uterus bipartitus und duplex in der Zweizahl vorhanden ist, nach hinten in die cervix uteri über, als welche man diejenige Stelle des Kanales bezeichnete, wo seine Wand anfängt, dickwandig zu werden und sich zu verengern.

Diese Definition der verschiedenen Abschnitte, wie sie sich fast in allen Lehrbüchern findet, ist in der Hauptsache auf Grund der äusseren Erscheinung aufgestellt. Durch meine Untersuchungen bin ich jedoch zu der Anschauung gekommen, dass eine genaue Unterscheidung der Übergangsstellen nur unter Berücksichtigung der histologischen Verhältnisse möglich ist. Ich will deshalb im folgenden mitteilen, in welcher Weise ich die verschiedenen Teilstücke nach den Ergebnissen meiner Untersuchungen unterscheiden zu müssen glaube.

Als cervix uteri ist derjenige paarige oder unpaarige Teil des Uterus anzusehen, welcher vollkommen drüsenfrei ist, aber schon anderes Epithel trägt als die Vagina. In der Regel ist derselbe schon äusserlich durch seinen Umfang und die Enge seines Lumens erkennbar.

Das corpus uteri stellt den auf die cervix nach vorn folgenden, paarigen oder unpaaarigen Abschnitt dar, welcher Uterindrüsen aufweist. Am Uterus bicornis ist als corpus derjenige unpaarige Teil des Kanales zu erklären, welcher von dem kranialen Ende der cervix, d. h. vom Orificium internum bis zur Teilungsstelle in die cornua reicht und Uterindrüsen besitzt.

Vergleicht man nun die von mir mitgeteilten diesbezüglichen Resultate mit den in obiger Erklärung gegebenen Gesichtspunkten, so ergibt sich, dass die von mir untersuchten Nager mit Ausnahme des Meerschweinchens einen Uterus duplex haben, während letzteres einen echten Uterus bicornis besitzt, wie er auch bei den Fleischfressern, den Wiederkäuern, dem Pferd und Schwein nachzuweisen ist. Die Affen haben einen Uterus simplex.

Gerade hinsichtlich des Fleischfresser-Uterus möchte ich eine in Ellenberger-Baums Anatomie des Hundes (14) und auch in Franks Lehrbuch (16) geäussserte Ansicht richtig stellen. Dort wird die Ansicht vertreten, der Uterus der Karnivoren sei nur äusserlich ein Uterus bicornis, in der Tat jedoch ein Uterus bipartitus, da der Körper desselben sehr kurz sei. Anstelle des scheinbaren Uteruskörpers sei eine vollständige innere Scheidewand in Form einer medianen Schleimhautfalte vorhanden, welche die beiden bis zum Orificium reichenden cornua trenne. Diese Ansicht scheint allerdings mit dem makroskopischen Aussehen übereinzustimmen, jedoch wird dieselbe durch die histologische Untersuchung hinfällig. Hier ergibt sich, dass nicht das corpus uteri, sondern das collum uteri sehr kurz ist oder ganz fehlt, denn in den meisten Fällen sind unmittelbar kranial von dem Orificium externum die Uterindrüsen zu beobachten, weshalb dieser Abschnitt als corpus uteri aufgefasst werden muss. Ein deutlich ausgeprägter, drüsenfreier Cervikalkanal fehlt dem Fleischfresseruterus, an welchem auch ein Orificium internum in keiner Weise ausgebildet ist. Die Länge des corpus uteri beträgt nach meinen Beobachtungen beim Hunde gewöhnlich ca. 1—2 cm. Der Uterus der Fleischfresser ist demnach ein ausgesprochener Uterus bicornis.

Ich komme jetzt zur Besprechung der Frage, in welcher Weise die Schichten der Wand des Genitalkanales auf Grund der Ergebnisse meiner Untersuchungen zu deuten sind. Bekanntlich sind hierüber zwischen Williams und Ellenberger einerseits und Sobotta andererseits Meinungsverschiedenheiten hervorgetreten. Die erstgenannten Autoren wollten den Aufbau aller häutigen, mit einer Schleimhaut versehenen Hohlorgane auf ein bestimmtes Schema zurückführen. Sie stellten Vergleiche zwischen dem Tubus alimentarius und dem Genitalkanal an und suchten nach Analogien in der Wandschichtung beider Organsysteme.

Vergegenwärtigen wir uns zunächst die allgemeine Zusammensetzung einer Schleimhaut. Eine solche besteht aus 1. dem Epithel, 2. der Propria, die etwa vorhandene Drüsen beherbergt, und 3. aus einer Submucosa, einer mehr oder weniger lockeren Zellgewebsschicht, welche die Verbindung mit der Umgebung herstellt. Zwischen letzterer und der Propria schiebt sich zuweilen eine meist dünne Lage glatter Muskulatur ein, die

Muscularis mucosae, die den Zweck hat, auf die in der Propria liegenden Drüsen einzuwirken, während die lockere Submucosa dazu dient, die Verschiebbarkeit der Schleimhaut gegen ihre Unterlage zu ermöglichen und die grossen Gefässe und Nerven zu beherbergen. Die Submucosa fehlt naturgemäss da, wo die Beweglichkeit der Schleimhaut nicht notwendig ist. Zu der Wand eines Hohlorganes gehören ausser der vorerwähnten Schleimhaut eine Muskelhaut und eine dasselbe an die Umgebung anheftende Bindegewebsschicht, die Adventitia sive Fibrosa, und in gewissen Fällen eine Decke, die Serosa. Die Adventitia wird alsdann als Subserosa bezeichnet.

Dieses Schema einer Schleimhaut findet seine typische Vertretung im Darm. Wir sehen hier die Schleimhaut, bestehend aus Epithel, Propria mit ihren Drüsen und der Submucosa, zwischen beiden letztgenannten, die dünne Muscularis mucosae. Ausserhalb der Submucosa folgt die zweischichtige Muscularis propria, welcher sich durch Vermittlung einer dünnen Adventitia (Subserosa) das Bauchfell als seröser Überzug anlagert.

Williams und Ellenberger zwangen die Uteruswand in jenes Schema, indem sie entsprechend der physiologischen Funktion des Kreitzerschen Stratum vasculare als Träger der Gefässe und Nerven dieses als Submucosa deuteten und folgerichtig die nach innen liegende Muskulatur als Muscularis mucosae und die nach aussen aufliegende, mit dem Bauchfell verbundene Muskulatur als die Muscularis propria des Kanales bezeichneten. An der letzteren fand Ellenberger zwei Schichten, eine innere Ring- und eine äussere Längsschicht. Zwischen dieser zweischichtigen Muscularis propria und dem Bauchfell sah er eine dünne Subserosa.

Dass der Vergleich der Wandschichten des Darmes mit jenen des Uterus nicht stichhaltig war, hat bereits Sobotta erkannt, und ich bin im allgemeinen mit dessen Ausführungen einverstanden, obwohl auch ganz wesentliche Meinungsverschiedenheiten zwischen Sobotta und mir bestehen.

Sobotta kommt durch seine Untersuchungen zu der Anschauung, dass das Stratum vasculare nicht als Submucosa, sondern als Subserosa zu deuten, wonach die Ringmuskulatur auch nicht als Muscularis mucosae, sondern als die eigentliche Muskulatur des Genitaltraktus anzusehen sei. Sobotta führt als hauptsächlichstes Argument für die Richtigkeit seiner Ansicht

an, dass die Ringmuskulatur die einzige Muskellage sei, welche dem Traktus in seinem Verlaufe folge, und dass die Gefäßschicht und das zwischen den Bandplatten des Bauchfells an denselben herantretende Bindegewebe eins seien. Diese Schicht folge jedenfalls in keiner Weise dem Verlaufe der Schleimhaut, was man doch von einer Submucosa verlangen müsse, sondern richte sich ganz nach dem Verhalten des Bauchfells, wie ja die Verhältnisse an der Teilungsstelle des Uterus in die Hörner und besonders auch am Ende der letzteren beim Kalbsuterus genau zeigten. Andererseits folge die Bauchfellmuskulatur nicht allen Teilen des Traktus, so fehle sie an wesentlichen Abschnitten, an der Vagina und an den Tuben, könne also auch nicht als die eigentliche Muskulatur desselben betrachtet werden.

Darüber können Zweifel nicht bestehen, dass den keimleitenden weiblichen Geschlechtsorganen, also den Tuben, dem Uterus und der Vagina angehören: eine Mucosa, eine Muskularis und eine Fibrosa, welch' letztere in einem grossen Teil der Vagina das Stratum conjunctivum, die Verbindungsschicht mit der Umgebung darstellt. In dem kranialen Endabschnitt der Vagina, bei den verschiedenen Tieren mehr oder weniger kaudal, tritt das Bauchfell als Serosa hinzu, welches, wie schon Ellenberger konstatierte, eine eigene Muskulatur mitbringt. An letzterer Tatsache ändert der Umstand nichts, dass ich dieselbe bei dem von mir untersuchten Orang fast gar nicht fand und beim Klammeraffen und dem Menschen nur in Spuren sah. Das Bauchfell und seine Muskulatur wird mit dem Traktus durch die Fortsetzung der Fibrosa, die Vascularis des Uterus verbunden.

An der Mucosa des Genitalkanals beobachtet man das Stratum epitheliale und das Stratum proprium, welches im Uterus die Uterindrüsen beherbergt. Der letzteren folgt ohne Vermittelung einer Bindegewebsschicht (Submucosa) eine ein- oder zweischichtige Muscularis. Es fehlt also zwischen Muskulatur und Propria die subglanduläre, submucöse Bindegewebsschicht, wie andererseits eine der Muscularis mucosae des Darmes ähnliche Bildung im Uterus vermisst wird. Es sei denn, dass man die von der Muscularis circularis gegen die Oberfläche zwischen den Drüsen aufsteigenden Muskelzüge, die man dem Zweck nach mit der Muscularis mucosae des Darmes vergleichen kann, als solche

ansehen wollte. Dass eine Submucosa bestimmt fehlt, glaube ich oben dargetan zu haben.

Berücksichtigt man, dass die Muskulatur die Hauptmasse des ganzen Organes darstellt, und an allen Teilen des Rohres, wenn auch in wechselnder Stärke vorhanden ist, so erscheint die Annahme gerechtfertigt, dass die Muskulatur als zum Uterus selbst gehörig, als ein integrierender Bestandteil desselben angesehen werden muss. Auch spricht schon die kolossale Entwicklung derselben gegen die Deutung derselben als Muscularis mucosae. Die von ihr in die Schleimhaut ausstrahlenden Muskelzüge erfüllen den Zweck, dem z. B. im Darm die Muscularis mucosae dient. Der Uterus erscheint, wie dies auch Ellenberger betont, als ein kompaktes, fertiges Organ, auch wenn man sich das Bauchfell und die mit demselben hinzukommende Muskulatur hinwegdenkt, ohne auf die Beteiligung der Nachbarschaft angewiesen zu sein. Dass dies bei dem Genitaltraktus tatsächlich der Fall ist, ergibt sich aus den Verhältnissen an demjenigen Teil der Vagina, wo das Bauchfell und seine Muskulatur fehlt. Die letzteren treten an das fertige Rohr heran, und wenn auch ihre physiologische Bedeutung nicht verkannt werden soll, so sind sie immerhin etwas Angelagertes an das an sich ursprünglich schon fertige Organ. Sehr schön zeigt sich die Differenzierung zwischen der ursprünglichen Anlage und dem Hinzugekommenen namentlich am Ursprung der Hörner, wo das Bauchfell und seine Muskulatur die Teilungsstelle des corpus uteri glatt überspringt und ebenso am Ende der cornua uteri des Rindes, wo die Krümmungen der Hörner zwischen den beiden straff und gerade verlaufenden Bauchfellplatten als vollständig ausgebildete Rohre eingebettet liegen. Sobotta hat hierauf bereits hingewiesen und führt dies Verhalten für die Nichtzugehörigkeit der Bauchfellmuskulatur zum Traktus an. Die Ausführungen Sobottas geben jedoch über seine Ansichten bezüglich des Übergangs der Muscularis peritonei auf Vagina und Tuben keine sichere Aufklärung. Er sagt zwar anfänglich, dass die Muscularis peritonei nicht zum Traktus gehören könne, weil sie weder an der Vagina noch an den Tuben zu finden sei. In der Zusammenfassung seiner Befunde führt er an: „Auf die Tuben setzt sich diese Muskelschicht entweder gar nicht oder nur eine Strecke weit fort. Auf die

Scheide geht sie für gewöhnlich ebensowenig wie das Peritoneum über.“ Demgegenüber muss betont werden, dass bei allen Tieren, wie auch andere Autoren bestätigen, das Bauchfell mit seiner Muskulatur stets einen Teil der Scheide umfasst und ebenso, dass auch die Tuben unzweifelhaft noch Peritonealmuskulatur besitzen. Dass die letztere in den Eileitern bald eine Reduktion erfährt, ist nicht auffallend, denn dasselbe wird bei allen anderen Schichten der Tuben ebenfalls beobachtet.

Die der Schleimhaut unmittelbar folgende Muskulatur besteht bei den Nagern und Insektivoren nur aus einer Schicht ringförmig angeordneter Muskelfasern, die einen kompakten Schlauch um die Schleimhaut bildet. Bei den Karnivoren, den Wiederkäuern, dem Pferd, Schwein und den Affen fand ich ausserdem eine der Ringschicht nach aussen direkt anliegende Längsmuskulatur, die ebenfalls eine, wenn auch nicht so starke Hülle um die Ringschicht bildet. Diese beiden Muskelschichten begleiten das Genitalrohr bei allen Tieren, mit Ausnahme der Nager und Insektenfresser, in seinem ganzen Verlauf. Dass die längsgerichtete Lage in manchen Teilen des Rohres, wie namentlich im Uterus und in den Tuben nur schwer ohne weiteres nachzuweisen ist, ist ohne Belang.

Wie nun jedes Hohlorgan durch eine Bindegewebslage mit der Umgebung zusammenhängt, so finden wir auch das muskulöse Genitalrohr durch die Adventitia, resp. Vascularis mit den angrenzenden Teilen verbunden. Diese werden in dem weitaus grössten Abschnitt des Traktus durch das Bauchfell dargestellt, das die Serosa desselben repräsentiert. Dass diese eine eigene Muskulatur mitbringt, ist für die Beurteilung der Schichten gleichgültig. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass zwischen Bauchfell und dessen Muskulatur eine besondere Bindegewebsschicht, also eine Subserosa, nicht vorkommt. Diese wird vielmehr durch das Stratum vasculare, das ist die Fortsetzung der Adventitia der Vagina auf den Uterus, dargestellt. Eine andere Deutung der Vascularis, insbesondere diejenige als Submucosa, dürfte nach dem Vorgesagten und namentlich auch beim Vergleich der Wand des Uterus mit jener des Darmkanals nicht angängig sein. Aus diesem Grunde können auch die nach innen von der Vascularis liegenden Muskelschichten nicht als Muscularis mucosae, sondern nur als die Muscularis propria des Genitalkanals gedeutet werden.

Ellenberger hat ausserhalb des Stratum vasculare zwei Muskellagen beschrieben, eine dünne innere zirkuläre und eine äussere stärkere längsgerichtete. Er sah diese beiden Schichten als die eigentliche Muskulatur des Traktus an. Ich glaube bewiesen zu haben, dass es sich bei der ersteren nur um abgesprengte Teile der inneren Muscularis circularis handelt, und dass die von Ellenberger selbst als Muscularis serosae bezeichnete äussere longitudinale Schicht nicht die Muscularis propria sein kann. Dass Ellenberger zu obiger Auffassung, die er später fallen liess, kam, liegt in der Hauptsache darin, dass er von den Verhältnissen am Kalbsuterus verallgemeinernde Schlüsse zog.

Ich habe darauf hingewiesen, dass ich mit Sobotta wohl hinsichtlich der Deutung der Wandschichten einig bin, dass ich aber seinen sonstigen Angaben nicht in allen Stücken beipflichten kann. Sobotta hat zwar die innere Längsmuskelschicht im Uterus bei einer Tierart gesehen, sich aber anscheinend über deren Ausdehnung und Verhalten bei den verschiedenen Tieren nicht orientiert. Er sah dieselbe im Uterus der Katze und bildete dieselbe auch ab, erkannte aber weder ihre Bedeutung, noch hat er ihre Abstammung zu ergründen versucht.

Was den Übergang der einzelnen Schichten, insbesondere der Muskellagen von der Vagina auf den Uterus anlangt, so findet man in der Literatur nirgends genügende Angaben. Es wird von den meisten Autoren nur ganz allgemein angegeben, dass die Muskulatur der Vagina durch zwei Lagen, eine innere zirkuläre und eine äussere longitudinale Lage repräsentiert werde, welche beide die Fortsetzung der entsprechenden Schichten des Uterus darstellten. Danach muss man annehmen, dass die Autoren der Ansicht sind, dass die nur aus einer Kreisfaserschicht bestehende Eigenmuskulatur und die aus einer Längsfaserschicht bestehende accessorische Muskulatur des Uterus auf die Vagina übergehen. Diese Anschauung ist zweifellos unrichtig. Die peritoneale Längsmuskelschicht des Uterus setzt sich nur auf das kraniale Endstück der Vagina fort und fehlt an der übrigen Vagina vollständig. Dagegen besitzt die Vaginalwand bei vielen Tieren eine zweischichtige Eigenmuskulatur, eine innere zirkuläre und eine äussere logitudinale Muskelschicht, an welch letztere sich die Fibrosa anlegt. Da, wo das Bauchfell an das Endteil

der Vagina herantritt, kommt zu diesen zwei Muskelschichten noch eine dritte, die äussere Längsmuskellage, die von jenen durch die Adventitia getrennt ist. Keiner der Autoren scheint diese Verhältnisse richtig erkannt zu haben; Sobotta spricht zwar von längsgerichteten Muskelzügen an der Seite der Hörner des Fleichfresseruterus, ohne dass er aber die Bedeutung dieser Längszüge und ihre Beziehungen zur Vaginalmuskulatur erkannt hat.

Anschliessend an meine Untersuchungen über die allgemeine Struktur der Wand des Genitaltraktus möchte ich noch über einige andere, den histologischen Bau des Uterus betreffende Beobachtungen berichten.

1. Das Oberflächenepithel des Uterus, welches von den älteren Anatomen allgemein als Pflasterepithel beschrieben wurde, wird von den neueren Autoren dem Zylinderepithel zugerechnet. Es besteht tatsächlich aus relativ hohen Zylinderzellen, die fein gekörnt erscheinen und einen ziemlich grossen, ovalen, meist an der basalen Fläche der Zellen gelagerten Kern erkennen lassen. Die Zellen sitzen direkt der Propria auf, eine besondere kutikulare Basalmembram vermochte ich nicht nachzuweisen, ebenso fehlen Zellen, die als Basalzellen angesprochen werden könnten. Durchwandernde Leukozythen sind hier und da sichtbar. Sekretkapillaren zwischen den Epithelzellen sieht man nicht, wohl aber Kitt- und Schlussleisten. Die Zellen selbst lassen keine Mucinreaktion erkennen. Es ist nun die Frage, ob dieses Zylinderepithel mit Wimpern ausgerüstet ist. Ich wurde auf die Erörterung dieser Frage besonders hingewiesen, weil im Dresdener histologischen Institut seit vielen Jahren von Ellenberger auf das Vorkommen von Wimpern geachtet wird, und weil man an konservierten Präparaten Cilien nicht findet. Ellenberger hat allerdings in seiner Arbeit über den Uterus (1878) solche beschrieben. Bekanntlich wird von fast allen Autoren das Vorkommen von Flimmern an den Epithelzellen der Oberfläche des Uterus wie auch der Drüsen dieses Organs erwähnt, so von Frey (18), Lott (46), Wyder (70), Ellenberger (9), Möricke (50), Heinricius (26), Kölliker (33), Storch (64), Hofmeier (34) und Liedig (45), Kundrat und Engelmann (37), Friedländer (19), Martin (47) u. a. Insbesondere beschrieb zuerst Leydig (43) Flimmern an den

Drüsenepithelien des Schweineuterus, welchen Befund später Lott auch für andere Tiere bestätigte, ebenso Hagemann (24). Doch bezeichnen auch einzelne Forscher die Drüsenepithelien als einfache Zylinderzellen, wie Kondratowicz (34), während andererseits Goroschankin (22) das Fehlen der Cilien besonders hervorhebt.

Ich habe nun eine grosse Anzahl von Uteri und Tuben von Rindern, Schafen und Schweinen auf diese Frage in verschiedener Weise untersucht. Vor allem verfuhr ich in der Weise, dass ich aus dem lebenswarm entnommenen Organ Abstriche machte und die so gewonnene Masse direkt unter Zusatz der verschiedensten Flüssigkeiten (destillertes Wasser, physiologische Kochsalzlösung, Essigsäure, verdünnte Kalilauge etc.) beobachtete; dabei gelang es mir nur einmal, und zwar 1901 in Leipzig, im Uterus des Schafes an den Zellen Gebilde nachzuweisen, welche ich als Cilien deuten musste. In allen anderen Fällen hatte ich negative Resultate. Weiterhin stellte ich meine Untersuchungen in der Weise an, dass ich kleine Oberflächenschnitte aus der Schleimhaut lebenswarm entnahm und mit Ranviers Drittelalkohol oder Kochsalzlösung ausschüttelte und den Bodensatz untersuchte. Auch diese Untersuchungen ergaben negativen Befund.

An den lebenswarm fixierten und nach den speziellen Vorschriften gehärteten Objekten gelang es mir nie, Cilien nachzuweisen, ebensowenig sah ich Reste solcher. Wohl beobachtete ich oft körnige Gebilde auf dem Epithel, welche Ellenberger als die Reste der geschrumpften Flimmern deutet. Ich muss hier auf eine besondere Beobachtung hinweisen, die ich bei meinen Untersuchungen hinsichtlich des Vorkommens von Wimpern machte. An den nach Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylinmethode gefärbten Schnitten aus dem Uterus einer ca. ein Jahr alten Hündin wies der Epithelüberzug in der äusseren Zone des Protoplasmas der Zellen, abgesehen von den, von den Schlusskittleisten herrührenden schwarzen Pünktchen und Linien noch eine Menge schwarzer Punkte auf, welche bei genauer Betrachtung mit Immersionssystemen meist aus zwei dicht aneinander liegenden Körperchen bestanden, die in je einer Zelle ganz nahe der Stirnfläche derselben lagen. Der Kern der Zellen lag regelmässig am Grund derselben. Dies ist ein Befund, wie man ihn an gewissen Flimmerepithelien findet (Zimmermann, 71). Merkwürdig war

nun der Umstand, dass man in Schnitten, welche gerade die Mündung einer Drüse zeigten, diese Körperchen nur eine kurze Strecke weit in die Drüse hinein verfolgen konnte; im weitaus grössten Teil des Drüsenverlaufs waren solche in den Zellen nicht zu sehen. Es enthielten demnach nur die Zellen im Mündungsstück der Drüsen und der Oberfläche diese Körperchen. Legt man diesen Gebilden die Bedeutung bei, wie es Zimmermann getan hat, so erscheint die Annahme gerechtfertigt, dass vielleicht beim Hund die Epithelien der Oberfläche und des Mündungsstückes der Drüsen Wimpern tragen, während im übrigen die Drüsen als cilienfrei angesehen werden müssen.

Die Beobachtung des Vorkommens dieser eigenartigen Gebilde an der Stirnseite der Epithelzellen habe ich nur bei dem vorerwähnten Hund gemacht, bei keinem anderen Tiere, in keinem anderen Uterus fand ich diese Körperchen bei gleicher Behandlung der Schnitte. Ein Umstand scheint mir von besonderer Bedeutung, das ist das Vorhandensein von Krypten in der Uterusschleimhaut des oben erwähnten Hundes. Strahl und Noll haben nachgewiesen, dass diese Krypten nur bei brünstigen Tieren (Hunden und Katzen) vorkommen. Hierdurch dürfte die Vermutung eine Stütze finden, dass das Oberflächenepithel des Uterus für gewöhnlich keine Flimmern besitzt, dass diese vielmehr nur zu gewissen Zeiten (während der Brunst) auftreten, um dann wieder zu verschwinden. Weiterhin spricht noch dafür der negative Ausfall meiner zahlreichen Untersuchungen an frischen Organen, ganz abgesehen davon, dass es sehr unwahrscheinlich ist, dass die Cilien des Uterus derart vergängliche Gebilde sein sollten, dass dieselben bei jeder Fixation unweigerlich zugrunde gehen.

2. Das Vorkommen von Schleim im Uterus habe ich ebenfalls einer Prüfung unterzogen. Bei meinen zahlreichen Untersuchungen habe ich festgestellt, dass Schleim nur in den Zellen des Oberflächenepithels des Cervicalkanals und der dort im Lumen des Kanals enthaltenen Masse vorhanden ist. Dagegen blieb an den Uterindrüsen jede Reaktion des Zellprotoplasmas auf Schleimfarben aus. Als solche wandte ich vor allem Thionin an, welcher Farbstoff infolge seiner metachromatischen Wirksamkeit sehr gut zum Mucinnachweis sich eignet; die Empfindlichkeit ist eine so grosse und die Reaktion eine so sichere, dass man auch die

geringsten Spuren von Mucin durch diesen Farbstoff nachweisen kann. Ein Nachteil des Thionins ist dagegen die geringe Haltbarkeit der Präparate. Mit Vorteil bediente ich mich noch des Bismarckbrauns, des Hämatoxylins Delafield und des Mucikarmins (Meyer, 48). Als Produktionsstätten des Schleims konnte ich nur die niedrigen prismatischen Zellen der Cervix ansehen; typische Schleimzellen, etwa Becherzellen, konnte ich nirgends finden, was ja F. Eilhard Schulze (58) ebenfalls bestätigt. Die Zellen des Oberflächenepithels des Uterus und die Zellen der Uterindrüsen waren stets mucinfrei; auch an Präparaten von einer trächtigen Hündin konnte ich kein Mucin im Uterus und im Uterusepithel feststellen. Hingegen war an den Drüsenzellen in diesem Falle ein derartiger Zerfall des Zellprotoplasmas nachzuweisen, dass der ganze Zelleib in eine körnige, mehr oder weniger lichtbrechende Masse verwandelt war. Ausserdem nahm der Kern die Färbung mit den bekannten Kernfarben nicht mehr an, ein Beweis dafür, dass auch der Kern bedeutende Veränderungen durchgemacht hatte und wohl als abgestorben anzusehen war. Es hatte den Anschein, als ob durch den Zerfall des Drüsenzellprotoplasmas eine emulsionsähnliche Flüssigkeit entstehe; diese mag wohl dem Ei in den ersten Anfängen seiner Entwicklung als Nahrung dienen. Damit stimmen ja auch die Resultate der Untersuchungen von Bonnet (5) über die Uterinmilch der Schafe überein, ebenso wie die Tatsache, dass während der Gravidität ein grosser Teil der Drüsen zugrunde geht.

3. In bezug auf den Bau der Uterindrüsen wären noch einige Beobachtungen nachzutragen. Die Uterindrüsen repräsentieren sich als Röhren, welche von hohen schmalen Zellen gebildet werden. Diese Zellen besitzen grosse rundliche oder ovale Kerne, welche meist im unteren Teil der Zelle ihren Platz haben. Der Leib der Zellen, das Protoplasma erscheint fein gekörnt. Dass die Drüsenzellen Wimpern tragen, ist nach dem oben mitgeteilten sehr zweifelhaft, abgesehen von der Überlegung, dass die Cilien physiologisch an den Drüsen keinen richtigen Zweck erkennen lassen. Man könnte allenfalls daran denken, dass die Cilien Organe darstellten, welche dem Sekret der Zelle als Leitorgan dienten. Es ist jedoch sehr zweifelhaft, ob den Uterindrüsen eine sekretorische Funktion überhaupt zukommt. Zur Entleerung etwa vorhandener Flüssigkeiten aus den Drüsenröhren dienen

übrigens Muskelstränge, die zwischen den einzelnen Drüsenschläuchen bezw. an denselben emporsteigen. An den Uterindrüsen kann man keine scharfe Scheidung der Schläuche in Ausführungsgang und in Endstücke oder Drüsenkörper machen; das diese Drüsenschläuche auskleidende Epithel ist vielmehr von oben bis unten ganz dasselbe.

Um die Drüsenschläuche liegt nach meinen Untersuchungen direkt, ohne Vermittlung einer Grenz- oder Basalmembran, das intertubuläre Gewebe, und zwar meist sehr feine bindegewebige und elastische Fädchen und Bündel und engmaschige, elastische Netze, denen sich Kapillarnetze anschliessen. Auch Muskelfasern finden sich an und in dieser Drüsenscheide. Eine Grenzmembran in Form einer strukturlosen, glashellen Haut konnte ich nie zur Darstellung bringen, wohl trat auf Behandlung der Schnitte mit Silbernitrat ein Kontur an der Unterseite der Drüsenzellen auf, genau so wie an allen Kanten der Zellen. Das Fehlen einer besonderen Membran trat auch sehr deutlich an Schnitten hervor, welche nach Heidenhain gefärbt waren, und die die Kittleisten zwischen den Zellen deutlich zum Vorschein brachten. An solchen Schnitten konnte man sich auch ohne weiteres überzeugen, dass die von Leopold (42), Ellenberger und anderen an den Uterindrüsen beobachteten und abgebildeten periglandulären Lymphräume nichts anderes sind als Kunstprodukte, d. h. als Folgen der Fixation und Härtung. Sie sind meiner Ansicht nach insbesondere durch die Einwirkung des Alkohols entstanden. Meist waren ja Lücken in der Umgebung der Drüsen zu sehen; diese lagen aber nicht direkt neben der Drüse, sondern im interglandulären Gewebe, von welchem ein grösserer oder kleinerer Teil dem Drüsenrohr anhaftete. Sekretkapillaren habe ich in den Drüsen weder inter- noch intrazellulär wahrgenommen.

Zum Schlusse fasse ich die wesentlichen Ergebnisse meiner Untersuchungen kurz zusammen:

1. Die Wand des Genitalkanals (Vagina, Uterus und Tuben) ist aus drei Häuten aufgebaut, einer Schleimhaut, einer Muscularis und einer Serosa, die an einem Teil der Vagina fehlt.

2. Die drüsenhaltige Schleimhaut des Uterus ist ohne Vermittlung einer submucösen Bindegewebsschicht mit der Muscularis direkt verbunden, mit anderen Worten, die Submucosa fehlt.

3. Die Muscularis lässt bei allen untersuchten Tieren in Vagina, Uterus und Tube eine starke Zirkulärfaserschicht als fundamentale Lage erkennen. Bei den Nagern und Insektivoren bleibt diese die einzige eigene Muskelschicht des Traktus. Bei den Karnivoren, den Ruminantien, dem Schwein und Pferd, und, allerdings wenig deutlich, bei den Primaten trennt sich von dieser Hauptschicht eine ihr aussen anliegende längsgerichtete Muskellage (innere, vaginale Längsmuskelschicht) ab, welche jedoch nur in der Vagina deutlich hervortritt, im Uterus und den Tuben dagegen mehr oder weniger in der der Muscularis nach aussen folgenden Schicht (dem Stratum vasculare der Uteruswand) aufgeht, sodass dieselbe hier meist nicht mehr als eigene Schicht deutlich wahrgenommen wird.

4. Die sehr muskulöse und gefässreiche Bindegewebsschicht, welche auf die Muskulatur nach aussen folgt, und welche die oft sehr innige Verbindung des Traktus mit der Serosa herstellt, ist als das Stratum subserosum aufzufassen. Dort, wo an der Vagina das Bauchfell fehlt, bildet dieses Bindegewebe die äusserste Schicht der Wand, die Tunica fibrosa sive adventitia.

5. Die Serosa, als welche das Bauchfell fungiert, besitzt eine eigene, aus längsgerichteten Faserzügen bestehende Muskulatur, welche derselben innig anliegt und in ihrem Verlauf von der Serosa abhängig ist. Diese äussere (peritoneale) Längsmuskelschicht geht mit dem Bauchfell auf das kraniale Endstück der Vagina über, ebenso auf die Tuben; an letzteren nimmt sie jedoch an Stärke rasch ab, um bald ganz zu verschwinden. Bei manchen Tieren (Ruminantien, Schwein, Pferd) beobachtet man nach innen von der peritonealen Längsmuskulatur noch eine zirkuläre Schicht, welche jedoch ein Abkömmling der eigentlichen zirkulären Muskulatur des Uterus ist. Bei Tieren mit einfachem Uterus tritt die peritoneale Längsmuskulatur mehr zurück oder ist ganz rudimentär.

Die Schichtung der Uteruswand und der Scheide, soweit sie vom Bauchfell überzogen sind, ist also im kompliziertesten Falle so, dass auf die vom glatten Peritonealepithel bedeckte Membrana propria serosae zunächst eine Längsmuskelschicht folgt, der dann zuweilen eine dünne zirkuläre Muskelschicht anliegt, dann folgt das Stratum vasculare, welches meist sehr muskelreich ist, darauf eine muskulöse Längsfaserschicht (die in der Uterus-

wand meist in das Stratum vasculare aufgenommen wird), und dann eine dicke Kreisfaserschicht, welcher sich die Schleimhaut anschliesst. Die der Gefäßschicht innen anliegende innere Längs- und aussen an sie anstossende äussere zirkuläre Muskelschicht fehlen vielen Tierarten oder sind undeutlich, sodass dann nur die starke Kreis- und die schwächere subseröse Längsfaserschicht vorhanden sind.

6. Zwischen Uterus und Vagina findet man einen mehr oder minder deutlichen Abschluss; in der einfachsten Weise wird dieser dadurch erreicht, dass ein Schleimhautwulst das Lumen verlegt, wobei die sphinkterartig wirkende Kraft der an dieser Stelle verdickten Muskulatur unterstützend hinzukommt. Noch besser wird der Verschluss erreicht, wenn, wie z. B. beim Schwein mehrere ineinander greifende Schleimhautwülste diesen besorgen. Bei den Karnivoren wird im Gegensatz zu den besprochenen Fällen, bei welchen das Lumen des Uterus die direkte Fortsetzung desjenigen der Vagina ist, ein ganz neues Lumen gebildet, und zwar durch rinnenartige Einstülpung der Schleimhaut in eine dorsale Längsfalte der Vaginalwand, welche nach unten offene Rinne sich dann zu einem Kanale schliesst. Während hier an der Bildung des neuen Lumens nur die dorsale Wand beteiligt ist, kommt bei den Wiederkäuern und dem Pferd das neue Lumen, das Orificium, durch Umstülpung der ganzen Wand nach innen und hinten zustande, so dass der Anfang des neuen Kanales (Portio vaginalis uteri) achsial in dem Vaginallumen liegt, und die Wand des Endes der Vagina die Wand des Anfangsteiles des Uterus konzentrisch umgibt.

7. Die Vagina ist völlig drüsenfrei, ebenso die cervix uteri und die Tuben. Das corpus und die cornua uteri beherbergen die langen Uterindrüsen; bei den Fleischfressern kommen zur Zeit der Brunst noch kleinere Drüsen, die sog. Krypten hinzu.

8. Das Epithel der Vagina ist entweder einfaches oder geschichtetes Plattenepithel, das im Bereich des Muttermundes und in der Cervix (genaue, allgemein gültige Grenzen existieren nicht) allmählich in das einschichtige Zylinderepithel des Uterus und der Tuben übergeht.

9. Cilien konnten nur in einem Falle am Oberflächenepithel des Uterus nachgewiesen werden und kommen wahrscheinlich nur zur Brunstzeit vor; an den Drüsenzellen habe ich Flimmerhaare nicht gefunden.

10. Schleim findet sich nur im Epithel des Cervicalkanales. Besondere schleimbildende Zellen oder Drüsen fehlen, sodass das Oberflächenepithel selbst als die Stätte der Schleimproduktion angesehen werden muss. Die secernierende Fläche wird durch die mächtige Faltenbildung im Cervix stark vergrössert.

11. Eine kutikulare und strukturlose Membrana basilaris fehlt sowohl dem Oberflächen- wie dem Drüsenepithel.

12. Ein periglandulärer Lymphraum um die Uterindrüsen ist nicht vorhanden.

Am Schlusse der Arbeit spreche ich Herrn Geheimen Medizinalrat Professor Dr. Ellenberger für die Überlassung des Themas und den mir jederzeit gerne gewährten Rat meinen aufrichtigen Dank aus. Ebenso danke ich Herrn Schlachthofdirektor Dr. Garth zu Darmstadt für die freundliche Überlassung eines Arbeitsplatzes im dortigen Schlachthofe und die mir gewährte Unterstützung, namentlich durch Anfertigung der Mikrophotogramme und der darnach hergestellten Zeichnungen.

Literaturverzeichnis.

1. Arnold, F.: Handbuch der Anatomie des Menschen. Freiburg i. B. 1847.
2. Bischoff: Zitiert nach Schmitts Jahrbücher, 51, 54.
3. Böhm-Oppel: Taschenbuch der mikroskopischen Technik. München 1901.
4. Boldt, H. J.: Beitrag zur Kenntnis der normalen Gebärmutterschleimhaut. Münch. med. Wochenschrift, 36.
5. Bonnet, R.: Zur Kenntnis der Uterinmilch. Deutsche Zeitschrift für Tiermedizin und vergleichende Pathologie, Bd. 6.
6. Bruckmüller und Polansky: Lehrbuch der Physiologie. Wien 1885.
7. Burckhardt, A.: Untersuchungen über die Gebärmutter der Tiere. Inaug.-Diss. Basel 1834.
8. Dührssen, A.: Beiträge zur Anatomie, Physiologie und Pathologie der Portio vaginalis uteri. Arch. f. Gynäkologie 41.
9. Ellenberger, W.: Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die histologische Einrichtung des Uterus der Tiere. Arch. f. wissenschaftliche und prakt. Tierheilkunde, Bd. V, 1879.
10. Derselbe: Handbuch der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. Berlin 1887.
11. Derselbe: Handbuch der vergleichenden Physiologie der Haussäugetiere Berlin 1892.
12. Derselbe: Grundriss der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. Berlin 1888.

13. Ellenberger-Günther: Grundriss der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. Berlin 1901.
14. Ellenberger-Baum: Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin 1891.
15. Dieselben: Handbuch der Anatomie der Haussäugetiere, 9. u. 10. Aufl.
15a. Ellenberger und Müller: Handbuch der Anatomie der Haussäugetiere, 8. Aufl.
16. Franck, L.: Handbuch der Anatomie der Haustiere. Stuttgart 1871.
17. Derselbe: Handbuch der tierärztlichen Geburtshilfe. Berlin 1887.
18. Frey: Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen. Leipzig 1870.
19. Friedländer: Physiologisch-anatomische Untersuchungen über den Uterus. Leipzig 1870.
20. Frommel: Beitrag zur Histologie der Eileiter. Verhandlungen der Deutsch. Gesellsch. für Gynäkologie. Nach dem Arch. f. Gynäkologie, Bd. 28.
21. Gerlach: Handbuch der allgemeinen und speziellen Gewebelehre des menschlichen Körpers. Mainz 1848.
22. Goroschankin, W.: Materialien zur Anatomie und Physiologie der Uterusdrüsen. Journ. f. normale uud pathol. Histologie und klinische Medizin von Rudneff. (Nach Schwalbe-Hofmann, Bd. V, 1876.)
23. Gurlt: Handbuch der Anatomie der Haustiere.
24. Hagemann: Die Schleimhaut des Uterus. Arch. f. Gynäkol., Bd. 5.
25. Hausmann: Geschichtliche Untersuchungen über die Glandulae utriculares. Nach dem Archiv für anat. Physiol. u. wiss. Medizin 1874.
26. Heinricius: Über die Entwicklung und Struktur der Placenta beim Hund. Arch. f. mikrosk. Anatomie, XXXIII, 1889.
27. Henle, J.: Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Braunschweig 1873.
28. Hering: Physiologie mit Berücksichtigung der Pathologie für Tierärzte. Stuttgart 1832.
29. Hildebrandt: Handbuch der Anatomie des Menschen. 1832.
30. Hofmeier: Zur Kenntnis der normalen Uterusschleimhaut. Zentralblatt f. Gynäkologie 17.
31. Hoyer: Über den Nachweis des Mucins in den Geweben mittels der Färbemethode. Arch. f. mikrosk. Anatom, XXXVI, 1890.
32. Kilian: Struktur des Uterus bei Tieren. Zeitschrift für rationelle Medizin. 1849.
33. Kölliker: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1867.
34. Kondratowicz: Beiträge zur Histologie des schwangeren Uterus. Warschau 1875.
35. Krause: Allgemeine und mikroskopische Anatomie. 1876.
36. Kreitzer, R.: Anatomische Untersuchungen über die Muskulatur der nicht schwangeren Gebärmutter. Beiträge zur Anatomie und Histologie von Landzert. Petersburg 1872.
37. Kundrat und Engelmann: Untersuchungen über die Uterusschleimhaut. 1863.

38. Kurz: Der Uterus von Tarsius spectrum nach dem Wurf. Inaug.-Diss. Giessen 1904.
39. Lee-Mayer: Grundzüge der mikroskopischen Technik. Berlin 1898.
40. Leisering-Müller: 5. Aufl. von Gurlts Handbuch der Anatomie.
41. Leisering-Müller-Ellenberger: 6. und 7. Aufl. des vorigen Handbuches.
42. Leopold: Die Lymphgefässe des Uterus. Archiv für Gynäkologie, VI.
43. Leydig: Handbuch der vergleichenden Anatomie.
44. Leyh: Handbuch der Anatomie der Haustiere. Stuttgart 1850.
45. Liedig: Zur Anatomie der normalen Uterusschleimhaut des Menschen. Diss. Würzburg 1893.
46. Lott, G.: Zur Anatomie und Physiologie der cervix uteri. Erlangen 1872.
47. Martin, P.: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Stuttgart 1902.
48. Mayer, P.: Über Schleimfärbung. Mitteilungen der zoologischen Station zu Neapel, Bd. 12.
49. Meckel: Handbuch der menschlichen Anatomie. 1820.
50. Möricke, R.: Die Uterusschleimhaut in den verschiedenen Altersperioden und zur Zeit der Menstruation. Zeitschrift für Geburtskunde und Gynäkol., VII.
51. Munk: Physiologie des Menschen und der Säugetiere. Berlin 1892.
52. Nicolas, A.: Note préliminaire sur la constitution de l'épithélium des trompes utérines. Internat. Monatsschrift für Anatomie, VII.
53. Noll: Beiträge zur Kenntnis des Raubtieruterus nach dem Wurf. Anatom. Hefte, V, 1895.
54. Paneth: Über die secernierenden Zellen des Dünndarmepithels. Arch. für mikrosk. Anatomie, XXXI, 1888.
55. Rab, C. J.: Untersuchungen über die Muskulatur des trächtigen Rindsuterus. Diss. Utrecht 1903.
55a. Robin et Cadiat: Sur la structure et les rapports des téguments au niveau de leur jonction dans les règions anale, vulvaire et du col utérin. Journal de l'anat. et physiol., 1904. Zitiert nach Schwalbe-Hofmann, Bd. 3, 1874.
56. Rosenmüller, J. C.: Handbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig 1840.
57. Schmaltz-Harms-Eggeling: Lehrbuch der tierärztlichen Geburtshilfe, I. Berlin 1899.
58. Schulze, F. E.: Epithel und Drüsenzellen. Archiv für mikroskopische Anatomie, III.
59. Schwab: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. München 1833.
60. De Sinety: Sur l'épithélium de l'utérus. Soc. de Biol. 1875.
61. Snow-Beck: The structure of the uterus. Obstetr. transactions, VIII.
62. Sobotta: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Uterusmuskulatur. Arch. f. mikrosk. Anatomie, XXXVIII.
63. Solowjeff: Über die Veränderungen der Gebärmutterschleimhaut bei Hunden während der Brunstzeit. Medicinsky Wjestnik 1872.

64. Storch: Untersuchungen über den feineren Bau des Uterus der Haustiere. Österr. Zeitschrift für wiss. Vet.-Kunde, IV, 1892.
65. Strahl: Der puerpurale Uterus der Hündin. Anatom. Hefte, V, 1895.
66. Sussdorf: Eine mikrochemische Reaktion auf tierischen Schleim. Deutsche Zeitschrift für Tiermedizin und vergleichende Pathologie, XXI.
67. Veith, J.: Zur normalen Anatomie der Portio vaginalis uteri. Zeitschr. für Geburtskunde und Gynäkologie, V.
68. Weber: Handbuch der Anatomie des Menschen. 1832.
69. Williams: On the structure of the mucous membran of the uterus, and its periodical changes. Obstetrical Journal, 1875.
70. Wyder: Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie der menschlichen Uterusschleimhaut. Arch. f. Gynäkol., V.
71. Zimmermann, K. W.: Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikrosk. Anatomie, 52.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXX.

Fig. 1. Querschnitt durch die Vagina des Hundes.
P. = Peritoneum; A. = Adventitia;
m. c. = muscularis circularis;
m. l. i. = muscularis longitudinalis interna.

Fig. 2. Querschnitt durch die Teilungsstelle des corpus uteri in die cornua (Hund).
m. c. = muscularis circularis;
m. l. i. = muscularis longitudinalis interna;
m p. = muscularis peritonei:
Str. v. = Stratum vasculare.

Fig. 3. Querschnitt durch das collum uteri des Schweines.
M. = Mucosa;
m. c. = muscularis circularis;
m. l. i. = muscularis longitudinalis interna;
m. p. = muscularis peritonei;
Str. v. = Stratum vasculare.

Fig. 4. Querschnitt durch das corpus uteri des Hundes.
c. u. = corpus uteri;
F. v. = Fornix vaginae.

Fig. 5. (a. b. c. d.) Schema der Muttermundsbildung beim Hunde.
a. b. c. = Querschnitte, d. = Längsschnitt.

Fig. 6. Querschnitt durch das trächtige Uterushorn der Kuh.
Ep. = Epithel;
Dr. = Drüsen;
m. c. = muscularis circularis;
Str. pr. = Stratum proprium mucosae.

Zur Frage über den fibrillären Bau der Sehnenspindeln oder der Golgi'schen Körperchen
(organo nervoso terminale musculo-tendineo).

Von

A. Dogiel.

Hierzu Tafel XXXI.

Durch die Arbeiten von Golgi[1]), Cattaneo[2]), Ciaccio[3]) und von anderen, besonders jedoch von Ruffini[4]) sind unsere Kenntnisse über die morphologische Gestaltung des von Golgi als „organo nervoso terminale musculo-tendineo" bezeichneten Nervenapparates wesentlich bereichert worden; das Hauptziel meiner nachfolgenden Mitteilung betrifft den feineren Bau dieser „Sehnenspindeln" Golgis.

Zum Studium dieses feineren Baues wählte ich vorzugsweise die Augenmuskeln von Rindern, in denen die Golgischen Organe in grosser Zahl angetroffen werden. Die Behandlung war folgende: Zunächst wurde ungefähr die vordere Hälfte eines der geraden Muskeln mit der Sehne abgeschnitten und dieses Stück dann unter Befestigung mit Igelstacheln sorgfältig auf einem Karton ausgebreitet. So wurde das Präparat in ein Gefäss mit einer grossen Menge (200 ccm) 1 % oder 2 % Lösung von Silbernitrat übertragen und darin 4—5 Tage im Thermostaten bei einer Temperatur von 35°—36° C. belassen. Dann wurde es rasch in destilliertem Wasser ausgewaschen und in das reduzierende Gemisch von Pyrogallussäure und Formalin für 24 Stunden gebracht; dann Abspülung in destilliertem Wasser

[1]) Memorie della Reale Accad. delle Scienze di Torino. Ser. II, t. XXXII, 1880.

[2]) Memorie della Reale Accad. delle Scienze di Torino. Ser. II, t. XXXVII, 1887.

[3]) Memorie della Reale Accad. di Scienze dell' Istituto di Bologna Ser. IV, t. X und XIV, 1890.

[4]) Sopra due speciali modi d'innervazione degli organi di Golgi con riguardo speciale alla struttura del tendinetto dell'organo musculo-tendineo ed alla maniera di comportarsi delle fibre nervose vasomotrice nel perimisio del Gatto. Ricerche fatte nel Lobor. di Anat. normale della R. Università di Roma. Vol. VI. fac. 4. 1898.

und Härtung 1—2 Tage lang in absolutem Alkohol. Schliesslich Einbettung in Celloidin und Microtomschnitte sowohl in querer Richtung als auch parallel zur Muskeloberfläche. Die Muskelstücke können nach Verbleib von einigen Stunden in dem reduzierenden Gemisch, da sie dann nicht mehr schrumpfen, vom Karton entfernt werden. Ich erhielt auf diese Weise die Sehnenspindeln längs- und quer durchschnitten, wobei die Muskelfasern und die Bindegewebsfibrillenbündel eine mehr oder weniger dunkelbraune Farbe angenommen hatten, während die primären Sehnenspindeln in den Spindeln hellgelb erscheinen; infolge dieses Farbenunterschieds sonderten sich die Spindeln selber ziemlich scharf von dem dunklen Grunde als gelbe Gebilde ab, in denen deutlich die schwarz oder braun tingierten Endverzweigungen der Nerven hervortraten. Auf den nach dem Verfahren von R. y Cajal behandelten Präparaten sind nur die Nervenendigungen in den Sehnenspindeln zu sehen; dieselben geben jedoch keine Vorstellung von dem Verlauf der Nervenfasern in den Muskeln bis zu dem Eintritt in die Spindel, sowie von der Form dieser Apparate. Ein volles und deutliches Bild der Sehnenspindeln kann nur aus Methylenblaupräparaten gewonnen werden.

Auf derartigen Präparaten lässt sich erkennen, dass die Achsenzylinder der in den Spindeln endigenden Nervenfasern beträchtlich dick und von einer dicken Markscheide, sowie von einer Henle'schen Scheide umgeben sind. Die Nervenfasern winden sich mannigfach auf ihrem Verlauf zwischen den Muskelfaserbündeln und teilen sich hierbei wiederholt in eine grosse Anzahl gleichfalls dicker Fasern. An jede Spindel begibt sich gewöhnlich ein markhaltiger Teilast der Hauptfaser, wobei sich derselbe an einem Schnürringe in grösserer oder geringerer Entfernung von der Spindel in zwei oder drei Fasern verzweigt; letztere teilen sich nicht selten an der Spindel selber abermals in einige Fasern. Sämtliche Fasern dringen darauf bald in dem mittleren Teil der Spindel, bald an einem der Pole derselben durch deren Hülle und verlaufen alsdann entweder nach entgegengesetzten Richtungen zu den Polen der Spindel oder aber in einer Richtung zu einem der Pole, wobei sich jede Faser auf ihrem Verlauf windet und allmählich in 2—3 oder kürzere markhaltige Aestchen teilt (Fig. 1). Diese Aestchen zerfallen häufig wiederum in einige gleiche Aestchen. Letztere

verlieren alsbald ihre Markscheide. Die Achsenzylinder zerfallen darauf allmählich in einzelne, verschieden dicke Aestchen, welche unter mehr oder weniger ausgiebigen Windungen zwischen den Sehnenbündeln erster Ordnung verlaufen und gleichzeitig nach allen Seiten eine grosse Anzahl sich wiederholt teilender Aestchen abgeben. Sämtliche soeben beschriebene Verzweigungen der Achsenzylinder erscheinen komprimiert, d. h. bandförmig, und weisen an den Teilungsstellen, sowie auf ihrem Verlauf verschieden grosse, meistenteils vieleckige Verbreiterungen auf. Von jedem Seitenästchen gehen ausserdem noch kurze Seitensprossen ab, deren Enden gleichfalls mit den obenerwähnten Verbreiterungen besetzt sind, so dass die Aestchen an Baumzweige mit Blättern erinnern (Fig. 1). Von den Ecken der beschriebenen Verbreiterungen sondern sich ferner feine Aestchen ab, welche sich gewöhnlich mit den Verbreiterungen benachbarter Aeste verbinden.

Es ist noch hinzuzufügen, dass an den Polen der Sehnenspindeln, dort, wo dieselben unter Verlust ihrer Hülle in gewöhnliche Sehnen übergehen, von dem Nervenendapparat der Spindel mehr oder weniger feine Nervenästchen abgehen, welche sozusagen aus dem Bereich der Spindel hinaustreten und in die Sehne eindringen, woselbst sie sich teilen, zwischen den primären Sehnenbündeln verlaufen und miteinander anastomosieren (Fig. 2). In der beschriebenen Weise stellen sich die Sehnenspindeln von Golgi an Muskelpräparaten, welche in toto mit Methyllenblau gefärbt worden waren, dar.

In der Regel endigt eine Hauptnervenfaser unter allmählicher Teilung in zahlreichen Sehnenspindeln. Hinsichtlich der Verteilung der letzteren muss erwähnt werden, dass dieselben in den Augenmuskeln in deren gesamter Ausdehnung in grosser Zahl vorhanden sind, wobei sie an der Uebergangsstelle der Muskeln in die Sehnen dermassen angeordnet sind, dass ein Teil in der Sehne liegt, ein Teil sich in das intermuskuläre Bindegewebe zwischen den Muskelfasern einschiebt; in den Sehnen selber werden die Spindeln seltener angetroffen. In den Muskeln sind die Spindeln in dem intermuskulären Bindegewebe mit ihrer Längsachse in der Längsrichtung der Muskeln gelagert. Sämtliche Spindeln sind, soviel ich habe wahrnehmen können, in Reihen, dem Querdurchmesser des Muskels mehr oder weniger parallel,

angeordnet, wobei die Reihen verhältnismässig nahe bei einander gelegen sind, während die Spindeln einer Reihe sich nicht weit von einander entfernen. In der Anordnung der Sehnenspindeln in den Augenmuskeln lässt sich somit eine gewisse Regelmässigkeit fesstellen.

Auf den Präparaten, welche nach dem Verfahren von R. y Cajal bearbeitet worden sind, wird kein so hübsches Bild als auf den Methylenblaupräparaten erhalten, doch treten auf ersteren die Beziehungen der Nervenendverzweigungen zu den Sehnenbündeln und besonders der feine Bau der Nervenverzweigungen viel deutlicher hervor. — Auf Flachschnitten durch die Muskeln finden sich gewöhnlich grössere oder geringere Anteile längsdurchschnittener Sehnenspindeln; bisweilen werden jedoch fast der ganzen Länge nach durchschnittene Spindeln angetroffen, wobei die Nervenendverzweigungen bald auf dem gesamten Durchschnitt der Spindel, bald nur in einem gewissen Teil derselben gefärbt erschienen. In beiden Fällen sind in den Spindeln die Verzweigungen der Achsenzylinder der Nervenfasern in Gestalt verschieden langer Aestchen (Fig. 3 und 4) ausgezeichnet zu sehen. Diese Aestchen verlaufen zwischen den primären Sehnenbündeln parallel der Längsachse der Spindel, wobei sie sich mehr oder weniger winden und auf ihrem gesamten Verlauf unter verschiedenen Winkeln eine grosse Anzahl breiter, mehrfach sich teilender Aestchen abgeben. Diese Aestchen umwinden die Sehnenbündel, wobei nicht selten eines derselben nach einigen Touren um ein Sehnenbündel zu einem benachbarten verläuft und dasselbe oder bisweilen auch 2—3 Bündel umgibt. An den Teilungsstellen eines jeden Aestchens entstehen verschieden grosse dreieckige oder vieleckige Verbreiterungen, von deren Ecken neue Aestchen abgehen (Fig. 3 und 4). Dergleichen Verbreiterungen finden sich auch im Verlauf sämtlicher Aestchen, wo dieselben in einer gewissen Entfernung von einander angeordnet sind. Nicht selten ist eine Verbreiterung seitlich am Aestchen gelegen oder aber dieselbe ist mit dem Aestchen durch einen mehr oder weniger breiten und kurzen Stiel verbunden. Die Anwesenheit der genannten Verbreiterungen gewährt dem ganzen Nervenapparat ein besonderes, charakteristisches Aussehen (Fig 3). Sämtliche Verbreiterungen, sowie die Aestchen liegen der Oberfläche der Bindegewebsbündel

dicht an; viele derselben umfassen je nach ihrer Grösse einen grösseren oder geringeren Teil des Bündels und erscheinen infolgedessen rinnenförmig gekrümmt (Fig. 3 und 4). In der Profilansicht, sowie auf Längs- und Querschnitten stellen sich die Verbreiterungen als mehr oder weniger schmale Streifen dar (Fig. 3, 4 und 5), weisen somit tatsächlich die Form von Plättchen auf. Von den Verbreiterungen sondern sich in der Regel verschieden lange Aestchen ab, welche zu den Verbreiterungen benachbarter Aestchen verlaufen und dieselben somit mit einander verbinden (Fig. 3 und 4).

Hinsichtlich des feineren Baues der Achsenzylinder-Verzweigungen in den Sehnenspindeln ist es selbst mit sehr weiten Objektiven nicht schwer wahrzunehmen, dass jedes Aestchen aus Neurofibrillen und perifibrillärer Substanz besteht. Die Neurofibrillen verlaufen in den Aestchen unter leichten Windungen und zerfallen in jeder Verbreiterung der letzteren in eine grosse Anzahl feinerer Neurofibrillen, die sich mit einander verbinden und ein engmaschiges Netz bilden (Fig. 3 und 4); an den Ecken der Verbreiterungen sammeln sich aus dem Netz einzelne dickere Neurofibrillen, welche sich bis zu der nächsten Verbreiterung erstrecken, wo sich an denselben die gleiche Erscheinung wiederholt, d. h. ein neues Netz entsteht. Befindet sich die Verbreiterung seitwärts am Aestchen oder ist sie mit demselben durch einen Stiel verbunden, so verläuft zu ihr nur ein Teil der Neurofibrillen und bildet in ihr ein Netz, der übrige Teil der Neurofibrillen erstreckt sich weiter zur nächsten im Verlauf des Aestchens gelegenen Verbreiterung und zerfällt in dieser in feinste Fibrillen, die ihrerseits wiederum ein Netz bilden (Fig. 3 und 4).

Die perifibrilläre Substanz ist in allen Aestchen und Verbreiterungen vorhanden, wobei sie in der ersteren offenbar in geringerer Menge als in der letzteren enthalten ist.

Die Nervenverzweigungen umgeben, wie ich es oben erwähnt habe, in den Sehnenspindeln die Bindegewebsfibrillenbündel; die Beziehungen der Aestchen zu den letzteren treten besonders deutlich auf Querschnitten durch die Spindeln hervor. Fig. 5 stellt einen Teil eines derartigen Schnittes dar, auf welchem die Querschnitte der Sehnenbündel und gleichzeitig die Nervenästchen mit ihren Verbreiterungen sichtbar sind, wobei

die oberflächlichen, d. h. dem Beobachter näher gelegenen Aestchen dunkler gezeichnet sind als diejenigen, welche tiefer (in einer anderen Ebene) liegen; bei einer Veränderung des Focalabstandes ist es leicht, den gegenseitigen Zusammenhang derselben festzustellen. Auf derselben Figur ist ferner zu erkennen, dass stellenweise die Querschnitte der Bindegewebsbündel allseitig von Nervenverzweigungen umgeben sind, stellenweise jedoch nur zum Teil. Die Endverzweigungen der Achsenzylinder, welche in den Sehnenspindeln endigen, bilden somit um die primären Sehnenbündel eine Art von netzartigen Futteralen. Ein Vergleich der Nervenendigungen in den Sehnenspindeln mit denjenigen in den Muskelspindeln führt zum Schluss, dass diese zwei Formen von Endapparaten eine grosse Aehnlichkeit mit einander aufweisen. Der Unterschied besteht meiner Meinung nach nur darin, dass die ersteren Sehnenbündel, die letzteren Muskelfasern umflechten. Diese Aehnlichkeit der beiden Arten von Nervenapparaten ist daraus zu erklären, dass die Sehnenspindeln, wie ich es vielfach habe wahrnehmen können, sich unmittelbar in Muskelspindeln fortsetzen (Fig. 1), wobei eine markhaltige Hauptnervenfaser nach Teilung in 3—4 und mehr markhaltige Fasern, einen Teil dieser Fasern zu einer Sehnenspindel entsendet, den anderen zu der unmittelbar mit letzterer verbundenen Muskelspindel (Fig. 1), d. h. mit anderen Worten: eine und dieselbe Nervenfaser endigt sowohl in einer Sehnenspindel als auch in einer Muskelspindel.

Ein Vergleich des feineren Baues der Nervenapparate in den Sehnenspindeln mit denjenigen der von mir[1]) beschriebenen Nervenapparate in der Wachs- und Schnabelhaut der Wasservögel, sowie in der Haut des Menschen und der Säugetiere ergibt eine in vielen Beziehungen grosse Aehnlichkeit. Sowohl in diesen als auch in jenen bestehen die Endverzweigungen der Achsenzylinder aus Neurofibrillen und einer perifibrillären Substanz, wobei erstere nirgends frei endigen, sondern Endnetze bilden, welche mit einander durch verschieden lange und dicke Neurofibrillenbündel verbunden sind; die Endnetze und die Neurofibrillenbündel sind in der perifibrillären Substanz ein-

[1]) Ueber die Nervenendigungen in den Grandry'schen und Herbst'schen Körperchen im Zusammenhange mit der Frage der Neuronentheorie. Anat. Anz., Bd. XXV, 1904.

gelagert. In einer seiner letzten Arbeiten entgegnet G. Retzius [1]) auf den von mir in der ersten meiner hier angeführten Arbeiten gemachten Schluss, dass nämlich keine freien Endigungen der peripheren Nerven vorhanden sind. Er weist darauf hin, dass die Neurofibrillen der Nervenfasern und -zellen nicht mit den Nervenfasern identifiziert werden können, und spricht sein Bedauern darüber aus, dass viele Forscher im Anschluss an Apathy und Bethe die Neurofibrillen für die einzigen leitenden Elemente der Nervenzellen und -fasern halten, da seiner Meinung nach diese Ansicht nicht richtig ist. Unbegründet sei fernerhin die Annahme, dass die Neurofibrillen in die Nervenzellen hineinwachsen und für die letzteren vollkommen fremde Elemente darstellen.

Hinsichtlich der Endigungen peripherer Nerven schreibt Retzius ferner: „Freie Endigungen peripherer Nerven existieren und bilden nach meiner gesamten Erfahrung die gewöhnliche, regelmässige Endigungsweise. Die letzten Aeste der Nervenfasern, resp. der Nervenzellen laufen sogar überall frei hinaus; sie enthalten aber mehr oder weniger reichliche Neurofibrillennetze bis in ihre Endorgane und Endpunkte hinaus. Wenn jedoch in einzelnen Fällen Verbindungen der peripheren Nervenfaseräste vorkommen dürften — ich selbst habe solche nie mit einiger Sicherheit sehen können — so ist dies durch spätere, sekundäre Verwachsungen oder gar als Bildungsfehler zu deuten“ (pag. 14).

Ungeachtet dieser von einem meinerseits hochgeschätzten Kollegen gemachten Entgegnung muss ich ihm dennoch mit den von ihm selber angeführten Worten erwidern: „E pur si muove!“ Es gibt keine freie Endigungen peripherer Nerven! Bei der Beschreibung der Nervenendigungen habe ich in meinen angeführten Arbeiten, besonders in der letzten sowohl die Neurofibrillen als auch die perifibrilläre Substanz, d. h. sämtliche Bestandteile der Nervenfasern und ihrer Verzweigungen berücksichtigt. Auf den mit Methylenblau und nach dem Verfahren von R. y Cajal gefärbten Präparaten ist ungemein deutlich zu erkennen, dass fast in sämtlichen eingekapselten und uneingekapselten Nervenapparaten die in der perifibrillären Substanz

[1]) Punktsubstanz „Nervöses Grau“ und Neuronentheorie. Biologische Untersuchungen, N. F. XII, 1905.

eingelagerten Neurofibrillennetze durch verschieden dicke und lange Aestchen, die ihrerseits aus einzelnen in der perifibrillären Substanz eingebetteten Neufibrillen bestehen, eng mit einander verbunden sind, dass mit anderen Worten die Endverzweigungen peripherer Nerven überall Netze bilden.

Hinsichtlich der Frage, welche Rolle den Neurofibrillen in der Formation der Nervenzellen und -fasern zukommt, ist natürlich, wie Schiefferdecker[1]) vollkommen richtig bemerkt, zur Zeit noch keine positive Antwort zu geben möglich. Obgleich ich die Arbeiten von Apathy hochschätze, so bin ich dennoch nie ein Anhänger seiner Theorie gewesen, den Arbeiten von Bethe gegenüber verhielt ich mich dagegen stets skeptisch. indem ich dieselben als zu wenig begründet für die Lösung einer derartig schwierigen Frage, wie die der gegenseitigen Beziehung der Nervenelemente zu einander ist, hielt; die Beobachtungen der Entwicklung peripherer Nervenfasern aus besonderen Zellen oder aus einem peripheren Netze (Oscar Schultze) schienen und scheinen mir wenig beweisend für eine Lösung der Frage in positivem Sinne. Nichtsdestoweniger bin ich dennoch, indem ich die Neurofibrillen und die perifibrilläre Substanz der Nervenfasern als anatomisch und genetisch mit den Nervenzellen eng verbundene Elemente betrachte, der Meinung, dass die Neurofibrillen bei der Aufnahme und Leistung der Nervenimpulse nicht indifferent verbleiben, obgleich vielleicht auch der perifibrillären Substanz hierbei eine aktive Bedeutung zukommt. Zugunsten einer derartigen Annahme sprechen meiner Meinung nach einige Befunde, auf welche ich teilweise in meiner letzten Arbeit hinweise.

Figurenerklärung auf Tafel XXXI.

Fig. 1. Uebergang einer Sehnenspindel (A) in eine Muskelspindel (B). a = eine Nervenfaser, welche sich in vier Aestchen teilt, von denen zwei (b) zur Sehnenspindel und ebensoviele (c) zur Muskelspindel verlaufen. Aus einem geraden Augenmuskel eines Ochsen. Zeiss. Obj. C.

[1]) Nerven- und Muskelfibrillen, das Neuron und der Zusammenhang der Neuronen. Sitzgsber. der Niederrhein. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde zu Bonn 1904.

Fig. 2. Uebergangsstelle der Sehnenspindel in die Sehne. a = Nervenendverzweigungen. Aus einem geraden Augenmuskel eines Ochsen. Zeiss. Obj. D.

Fig. 3. Teil eines Längsschnittes einer Sehnenspindel aus einem Augenmuskel eines Ochsen, welcher nach dem Verfahren von R. y Cajal behandelt worden war. a = Hülle; b = Bindegewebsfibrillenbündel (primäre Bündel); c = Kerne von Sehnenzellen; d = Achsenzylinder der Nervenfasern und die aus deren Teilung entstandenen Aestchen.

Fig. 4. Ein kleiner Teil einer Sehnenspindel aus einem geraden Augenmuskel eines Ochsen, Verfahren von R. y Cajal. a = primäre Sehnenbündel; b = Kerne von Sehnenzellen; c = Nervenästchen mit Verbreiterungen, in denen deutlich das Nervenfibrillennetz zu erkennen ist.

Fig. 5. Teil eines Querschnittes einer Sehnenspindel aus einem Augenmuskel vom Ochsen. a = primäre Sehnenbündel; b = Nervenendverzweigungen.

Sämtliche Zeichnungen sind vermittels eines Zeichenprismas angefertigt worden.

Aus dem anatomischen Institut der k. Universität Pavia.
(Direktor Prof. Dr. L. Sala).

Über das Vorkommen besonderer Gebilde in den Eiern mancher Säugetiere.

Von

Dr. **Domenico Cesa-Bianchi**, Assistent.

Hierzu Tafel XXXII.

Seitdem 1845 v. Wittich einen im Ei vorkommenden eigenartigen Körper beschrieben hat, dessen Vorhandensein später auch von Siebold, Cramer, Carus, Leuckart, Gegenbaur und Lubbock bestätigt und der mit Rücksicht auf das eingehende Studium, das derselbe von seiten Balbianis erfahren, nach diesem benannt wurde, sind die Untersuchungen über die Struktur der Eizelle sehr zahlreich geworden. Es wurden die verschiedenartigsten innerhalb dieser Zelle vorkommenden Gebilde beschrieben, von denen manche mit Degenerations- bezw. Zerstörungsprozessen im Ei, oder, kurz gesagt, mit Atresie dieses letzteren, andere mit normalen auf Differenzierung der Eibestandteile beruhenden Vorgängen in Zusammenhang gebracht wurden.

So finden sich neben dem Dotterkern oder Balbianischen Körper auch Zwischenkörper beschrieben, die inbezug auf Gestalt und Grösse sehr verschieden sind (Ancel, Will, Crety, Leydig), ferner chromatoide Körper (Gurwitsch, Winiwarter), Nebenkerne (Holmgren), Centrosomen, Idiozomen, Centriolen (London, Mead, Skrobansky, Rondino), Attraktionssphäre, Astrosphäre, (Van der Stricht), boyaux vitellogènes (Van der Stricht), Pseudochromosomen (D'Hollander, Van der Stricht), Mitochondrien, Chondromiten, (Benda), fadenförmige, ergastoplasmatische Gebilde (Bouin) u. a.

Schon aus dieser einfachen Anführung von Namen ist deutlich zu entnehmen, wie spärlich und dunkel die Kenntnisse bezüglich der innersten Struktur des Eies noch immer sind. Wohl möglich ist es, dass diese bei den verschiedensten Tierarten angetroffenen Gebilde einander entsprechen, auch wird es vielleicht später einmal gelingen, dieselben unter einen einzigen, oder doch unter

wenige Namen zusammzuzufassen, allein die vielen Namen haben doch sicherlich dazu beigetragen, die schon an und für sich schwierige Frage noch mehr und nicht unerheblich zu verwickeln.

Die Untersuchungen, die zur Erkenntnis der von mir oben namhaft gemachten Formen geführt haben, sind an Eiern von niederen Tieren, und nur zu einem ganz geringen Teil an solchen von Wirbeltieren, speziell von Säugetieren angestellt worden; bei den Eiern dieser letzteren lassen sich die in Rede stehenden Gebilde nur schwer und undeutlich zur Anschauung bringen.

Meine Untersuchungen haben sich bisher auf Säugetiereier beschränkt (Hund, Katze, Kaninchen, Meerschweinchen und Känguruh [Lagorchestes leporoides]). Es ist mir möglich gewesen, in den Eiern der betreffenden Weibchen Gebilde nachzuweisen, die wegen mancher Eigentümlichkeiten ein ganz besonderes Interesse darbieten und bekannt zu werden verdienen.

Diese Gebilde stellen sich als Körper von konstant rundlicher Form dar, bestehend aus einem stark färbbaren, mit einem lichten Hof umgebenen Zentralkorn und einer peripheren Zone von deutlich radiärer Struktur. Manchmal erscheint das Zentralkorn nicht als ein Ganzes, sondern wie aus zwei bis drei nebeneinanderliegenden Granulationen zusammengesetzt. Betrachtet man bei starker Vergrösserung die unversehrteren Formen, so zeigt sich, dass die Strahlen der peripheren Zone aus winzig kleinen, geradlinig aneinander gereihten Körnchen bestehen.

Die Grösse dieser Gebilde ist eine sehr verschiedene: von den ganz kleinen zwei bis drei μ im Durchmesser betragenden Formen, bestehend aus einem von einer ringförmigen, blasseren Zone ohne radiäre Struktur umgebenen Zentralkorn, geht es stufenweise zu solchen über, welche die oben erwähnte Struktur und eine beträchtliche Grösse besitzen — manche derselben haben einen Durchmesser von acht bis zehn μ und darüber. Zuweilen bekommt man auch noch grössere Formen zu Gesicht (14 bis 16 μ im Durchmesser); ja, in einem bisher einzig gebliebenen Falle habe ich gewissermaßen auch ein Riesengebilde (20 μ im Durchmesser) wahrgenommen.

Noch weit interessanter als Gestalt, Struktur und Grösse ist bei diesen Gebilden die Art und Weise ihrer Verteilung. Am allermeisten finden sie sich im ganzen Ooplasma umhergestreut; niemals ist es mir möglich gewesen, sie im Inneren des Keim-

bläschens anzutreffen, nur in einzelnen Fällen habe ich in der das Keimbläschen umgebenden Dotterzone gelegene, der Membran des ersteren unmittelbar anliegende Formen gewahren können. Wie gesagt, es liegen die beschriebenen Körper meistens im Ooplasma und zwar die kleineren im Zentralteil desselben, während die grösseren gegen die Peripherie hin gelagert sind. Aber — und das ist eben das Merkwürdige — nicht nur im Ei trifft man auf solche Gebilde, sondern sie sind auch ausserhalb des Zellelements ganz frei zu finden, und manche derselben liegen sogar teils innerhalb, teils ausserhalb der Eizelle.

Unter den mehr im peripheren Abschnitt des Ooplasmas gelagerten Formen findet man nicht gar selten auch solche, die teils in diesem letzteren gelegen sind und hierbei ihre radiäre Struktur beibehalten, teils aber innerhalb der Zona pellucida sich befinden und in dieser Lagerung homogen, ohne irgendwelche Spur einer strahligen Anordnung.

Auch gelangen mitunter Körperchen zur Beobachtung, die ganz innerhalb der Zona pellucida gelegen sind; dann erscheinen dieselben mehr homogen und dichter gedrängt; die radiäre Struktur, bezw. die senkrecht zum Zentralkorn angeordnete Strahlenbildung ist nicht mehr wahrnehmbar, während hingegen das Zentralkorn noch immer deutlich hervortritt. Ebenso erfährt die Gestalt der in der Zona pellucida liegenden Gebilde eine tiefgehende Veränderung: die ursprünglich rundlichen Körperchen nehmen eine längliche und noch häufiger eine semilunare Form an.

Ziemlich häufig sind auch ganz freiliegende, in gar keiner Beziehung zum Ei stehende Formen anzutreffen; dieselben liegen im Liquor folliculi, zwischen den Zellen der Granulosa, umhergestreut, sowie, obgleich seltener, im Ovarialstroma und in einzelnen Fällen sogar in den Blutgefässen.

Auffallend ist es auch, wie die Struktur der Gebilde sich allmählich und zwar in dem Maße verändert, als die Entfernung dieser letzteren von der Eizelle eine grössere wird. Ich habe bereits erwähnt, wie bei den in der Zona pellucida liegenden Formen die strahlige Struktur der peripheren Zone eine undeutliche wird; bei den ausserhalb des Eies bezw. zwischen den Zellen der Granulosa und noch mehr im Ovarialstroma befindlichen Körperchen gelingt es nur mit Mühe, das Zentralkorn zur Wahr-

nehmung zu bringen; wohl selten bewahren dieselben ihre ursprünglich rundliche Gestalt und irgendwelche Anlage zu einer strahligen Anordnung: meistenteils erscheinen sie deformiert, in ganz kleine Granulationen zerfallen, mit anderen Worten von einem unverkennbaren Entartungsprozess ergriffen.

Interessant ist ferner die Art und Weise kennen zu lernen, wie sich diese Gebilde den Farbstoffen gegenüber verhalten. Während bei den intraovulären Formen der Zentralkörper gegen die strahlenkranzartige, periphere Zone recht scharf hervortritt, zeigen sich die extraovulären gleichartig gefärbt, und nur schwer gelingt es, das Vorhandensein eines stärker lichtbrechenden Zentralteiles festzustellen.

Bei Anwendung spezieller Färbungsmethoden — so z. B. Methylblau-Eosin nach Mann — erscheint die Struktur der im Inneren des Ooplasmas liegenden Gebilde noch mehr kompliziert, als dies bei den nach den üblichen Methoden hergestellten Präparaten der Fall ist: das Zentralkorn erscheint tiefblau, von einer gleichmässig hellrot gefärbten Zone, weiter gegen die Peripherie hin von einem lichten Hof und schliesslich von einer blassblauen, aus senkrecht zum Zentralkorn angeordneten Strahlen zusammengesetzten Grenzzone umgeben. Manchmal ist die Struktur — namentlich bei den kleineren Formen — eine etwas einfachere: das tiefblau gefärbte Zentralkorn ist unmittelbar von einer hellroten, radiären Zone umgeben. Die extraovulären Formen färben sich nach Manns Verfahren homogen rot, nur hie und da gelingt es, obwohl stets nur wenig deutlich, das blaugefärbte Zentralkorn zur Anschauung zu bringen.

Heidenhains Eisen-Hämatoxylin-Methode gewährt die Möglichkeit, die Struktur des Zentralkorns klar und deutlich wahrzunehmen: letztere erweist sich als aus zahlreichen, sehr kleinen Granulationen zusammengesetzt, durch deren Vereinigung das Zentralkorn meistens eine rundliche Gestalt annimmt; nur zuweilen ist dieselbe eine andere, je nachdem die Anordnung der Granulationen eine längliche, stäbchenartige, halbmond- oder hufeisenförmige usf. ist.

Welche Färbungsmethode nun auch gewählt werden mag, stets treten die beschriebenen Gebilde gegen das sie einschliessende Ooplasma scharf hervor; sie verhalten sich der sie beherbergenden Zelle gegenüber in allem und jedem wie fremdartige Elemente;

die radiär angeordnete periphere Zone ist von dem sie umgebenden Protoplasma stets recht gut zu unterscheiden, und niemals scheinen die Strahlen in dieses letztere überzugehen oder mit diesem zu verschmelzen.

Die Zahl der in den Eiern vorkommenden Gebilde kann eine sehr verschiedene sein: selten ist nur eines vorhanden, meistens finden sich vier bis fünf derselben in dem nämlichen Ei. In einzelnen Fällen sind sie weit zahlreicher vertreten: ich erwähne hier ein Känguruhei, worin ich deren sogar 29 gezählt habe. Im allgemeinen sind diese Gebilde umso zahlreicher vorhanden, je geringer ihre Grösse ist, während die grossen Formen, von denen ich weiter oben Erwähnung getan, fast immer vereinzelt vorkommen.

Allein nicht in allen Eiern ist es möglich, die beschriebenen Gebilde anzutreffen. Mit Ausnahme einzelner, sehr seltenen, nur beim Känguruh beobachteten Fälle, vermisst man dieselben nicht nur bei Primordialeiern, sondern auch bei jungen Eiern, um welche sich — auf eine Schichte von abgeplatteten Zellen beschränkt — die Membrana granulosa zu bilden beginnt. Angetroffen werden sie dagegen mit weit grösserer Frequenz in gut entwickelten Eiern, mit bereits vollständig gebildeter, zu mehreren Zellschichten angeordneter Granulosa, sowie auch in solchen Eifollikeln mit reichlicher Bildung von Liquor folliculi, die unter stetiger Beibehaltung der angegebenen Merkmale zu vollkommener Ausbildung gelangt sind. Eier, welche diese Gebilde beherbergen, zeigen keinerlei Degenerations-Erscheinungen, sie sind vielmehr normal.

Nicht selten werden die in Rede stehenden Gebilde auch in Eiern angetroffen, die offenbar in Entartung begriffen sind, dann aber erscheinen sie erheblich verändert: das Zentralkorn lässt sich nur schwach und unvollkommen färben, die fast immer lückenhafte periphere Zone zeigt die ihr zukommende radiäre Anordnung nicht mehr. Noch tiefgreifender sind die Veränderungen in den weiter fortgeschrittenen Fällen von Atresie des Eies; hier bleibt von den Gebilden keine andere Spur übrig, als stark gefärbte Körnchen. Besonders hervorzuheben ist der Umstand, dass die Struktur jener Gebilde, die im Inneren des Eies in Atresie begriffen und daher aller Wahrscheinlichkeit nach einen Rückbildungsprozess eben durchmachen, in ihren allgemeinen Umrissen mit

der Struktur der zwischen den Zellen der Membrana granulosa und des Ovarialstromas freiliegenden übereinstimmt. Doch geschieht es zuweilen, dass man selbst in ganz normalen Eiern Gebilde vorfindet, die in der peripheren Zone liegende Vakuolen aufweisen; die radiäre Struktur der Zone ist hier eine wenig deutliche, und das Zentralkorn kann auch zertrümmert sein. Dies wird besonders dann beobachtet, wenn das untersuchte Material kein sehr frisches ist, denn — ich betone es — will man die Gebilde zu deutlicher Wahrnehmung bringen, so ist es unerlässlich, ein nahezu noch lebend fixiertes Material zu verwenden, da nur wenige Stunden nach dem Tode schon hinreichen, um in denselben solche Veränderungen hervorzurufen, dass bei nicht gar sorgfältiger Prüfung ihre Veranschaulichung zu sehr erschwert wird.

Wie bereits erwähnt, haben sich meine Untersuchungen vorläufig auf Säugetiere beschränkt. Unter diesen letzteren erweist sich als hierzu am meisten geeignet die Hündin, in deren Eiern — sobald dieselben ein gewisses Entwicklungsstadium erreicht haben und eine ausgebildete Membrana granulosa besitzen — der von mir beschriebene Befund eine ziemlich häufige Erscheinung bildet. Ich habe in Serien 65 Ovarien von Hündinnen durchschnitten. Wenn man nun einige derselben ausschliesst, und zwar jene, die wegen ihres jugendlichen Alters noch keine gut entwickelten Eier liefern konnten, sowie andere schon zu alte, bei denen die Ovulation fast vollständig aufgehört hatte und das Ovarium lediglich aus dichtem Fasergewebe und Resten von Corpora lutea mit äusserst spärlichen Eiern gebildet war, so kann ich bestimmt angeben, dass ungefähr bei der Hälfte der untersuchten Fälle es mir möglich gewesen, die besprochenen Gebilde wahrnehmbar zu machen. In den meisten Fällen waren dieselben sehr spärlich vertreten und — in einem und demselben Ovarium — entweder im Inneren des Eies oder innerhalb der Zona pellucida, oder aber ausserhalb dieses letzteren anzutreffen; in einigen Fällen hingegen waren sie in grosser Anzahl vorhanden, sodass man sie in fast sämtlichen gut entwickelten Eiern in reichlicher Menge vorfand und zwar sowohl im Inneren des Eies, als ausserhalb desselben, in der Zona pellucida, zwischen den Zellen der Granulosa und im Ovarialstroma.

Im Ovarium der Hündin bemerkt man häufig pluriovuläre Follikel, d. i. solche, die anstatt eines einzigen, mehrere Eier beherbergen, meistens sind es drei bis vier, mitunter auch

in grösserer Anzahl. Das Vorkommen pluriovulärer Follikel ist bereits von verschiedenen Autoren bemerkt worden; während nun aber diese Erscheinung bei der Mehrzahl der Säugetiere ein seltenes, nur zufälliges Vorkommnis darstellt, ist sie hingegen bei der Hündin ein so häufiger Befund, dass man sie wohl als das Normale bezeichnen könnte. In manchen Fällen bilden die monoovulären Follikel geradezu die Ausnahme.

Nicht alle in einem pluriovulären Follikel vorhandenen Eier erscheinen jedoch normal; nur manche, ja zuweilen ein einziges zeigt regelmässige Entwicklung, die übrigen bleiben gar bald in derselben zurück, wobei sie dann rasch zerfallen und degenerieren. Ich habe auf diese Erscheinung aus dem Grunde hingewiesen, da mitunter bei der Hündin der Fall eintritt, dass man, in einem und demselben Follikel, neben den in den normalen Eiern derselben vorhandenen, vollkommen erhaltenen Gebilde, auch solche antrifft, die in den einem Rückbildungsprozess anheimgefallenen Eiern enthalten sind. So entziehen sich nun also die Gebilde auch in diesem Falle nicht dem weiter oben aufgestellten allgemeinen Satze, dass sie nämlich das Schicksal des sie beherbergenden Eies teilen.

Zahlreiche Untersuchungen habe ich auch an Kaninchenovarien angestellt. Bei diesen zeigt sich bekanntlich sehr stark entwickelt die sogenannte interstitielle Drüse (Limon), d. i. jene Anhäufungen von grossen, an feinkörnigem Protoplasma reichen, zwischen der Zentralgegend der grossen Blutgefässe und der Rindensubstanz des Ovariums gelegenen Zellelementen, mit bläschenartigem Kern. Meistens sind dieselben in Strängen angeordnet, durch Bindegewebsbalken voneinander geschieden. Das eigentliche Ovarialparenchym nimmt die peripherste Partie der Drüse ein; zahlreich sind darin die Follikel in allen Entwicklungsstadien zu finden. In den weiter fortgeschrittenen, worin die Bildung des Liquor folliculi bereits eingeleitet ist, gewahrt man sehr oft, weit häufiger als bei den anderen Säugetieren, die sogenannten Callschen und Exnerschen Körperchen. Dieselben liegen zwischen den sie in radiärer Anordnung umgebenden Zellen der Membrana granulosa. Diese bezüglich ihrer Bedeutung noch immer rätselhaften Gebilde von strittiger Herkunft, rundlich bezw. eiförmig gestaltet, an der Peripherie durch eine Art Membran deutlich abgeschlossen, bestehen aus einem feinen Netzwerk, das die Farbstoffe gar nicht oder nur wenig in sich aufnimmt.

Auch beim Kaninchen habe ich, wenn auch weit seltener als bei der Hündin, die besprochenen Gebilde in den Eiern wahrnehmen können, und zwar mit den gleichen Form-, Struktur- und Anordnungscharakteren, die ich schon früher erwähnt habe; nur ihre Grösse ist eine geringere als bei der Hündin.

Meine Untersuchungen an Katzen und Meerschweinchen, deren Zahl über hundert geht, haben dieselben Resultate geliefert. Die fraglichen Gebilde sind in den Eiern dieser Tiere noch spärlicher vorhanden als beim Kaninchen, sodass es mir nur selten gelungen ist, sie zu deutlicher Wahrnehmung zu bringen.

Ich habe schliesslich die Gelegenheit gehabt, die Eierstöcke eines Känguruh (Lagorchestes leporoides) zu prüfen, ein für meine Untersuchungen wahrhaft wertvolles Material.

Beim Känguruh — noch mehr als beim Kaninchen — hat die sogenannte interstitielle Drüse des Ovariums eine geradezu riesige, alles überwiegende Entwicklung, so zwar, dass dieselbe ungefähr $^4/_5$ des ganzen Organs einnimmt und hierbei das eigentliche Ovarialparenchym gegen die Peripherie zurückdrängt, wo dasselbe eine die interstitielle Lage umgebende Schichte darstellt. Diese selbst besteht aus grossen, polygonal gestalteten, einen voluminösen Kern enthaltenden Zellgebilden und feinkörnigem, mit Eosin, Orange usf. intensiv färbbaren Protoplasma. Mit Heidenhains Eisen-Hämatoxylin zeigt das Protoplasma dieser Gebilde eine entschieden netzförmige Anordnung. Mit Manns Verfahren, mit der dreifachen Färbung von Ehrlich-Biondi-Heidenhain und mit Galeottischen Methode wird es möglich, in diesen Zellen das Vorhandensein sehr zahlreicher, äusserst feiner Granulationen nachzuweisen. Dieselben sind — noch schärfer als beim Kaninchen — in Strängen und Inseln angeordnet und durch Bündelchen von Bindegewebsfasern voneinander getrennt. Diese Bündelchen gehen von einem gemeinschaftlichen, die Mitte der Drüse einnehmenden Kern aus und ziehen gegen die Peripherie hin, wo sie sich ausbreiten und hierdurch diese letztere von der eigentlichen Ovarialsubstanz scheiden.

Das Ovarium gestattet nun also beim Känguruh die Möglichkeit, die ausschliesslich aus der interstitiellen Drüse bestehenden, nahezu $^4/_5$ des ganzen Organs einnehmende Zentralpartie, von dem aus einem Ovarialparenchym zusammengesetzten kortikal beziehungsweise peripheren Teil zu unterscheiden. Eine solche

Unterscheidung gelingt bei den gefärbten Schnitten mit grösserer Leichtigkeit auch wegen der verschiedenen Art und Weise, wie die zellulären Gebilde, woraus die beiden Teile des Ovariums bestehen, die Farbstoffe in sich aufnehmen.

Das, wie bereits bemerkt, an die Peripherie des Organs zurückgedrängte Parenchym, umwindet nahezu bandartig die interstitielle Drüse. Seine Struktur ist ähnlich derjenigen des Ovariums anderer Säugetiere; das aus einer einzigen Schicht zylindrischer Zellen bestehende Keimepithel zeigt zahlreiche in das Ovarialparenchym tief eindringende, häufig sich verästelnde Einstülpungen. Die Primordialeier liegen in mehr oder weniger zahlreichen Klumpen angehäuft; in den meisten Fällen ist bei denselben in der Nähe des Keimbläschens ein die Farbstoffe stark aufnehmendes, von einem lichten Hof umgebenes Körperchen bemerkbar. Es handelt sich offenbar um den Dotterkern oder Balbianisches Körperchen. Im Ovarialparenchym umhergestreut findet man ferner Follikel in sämtlichen Entwicklungsstadien; es ist mir niemals möglich gewesen, in der Granulosa der mehr entwickelten, reichlich Liquor folliculi enthaltenden, irgendwelche Callschen und Exnerschen Körperchen anzutreffen.

Sehr zahlreich waren hingegen die von mir bei der Hündin beschriebenen Gebilde im Ooplasma vorhanden, sodass ich dieselben in fast sämtlichen ausgebildeten, mitunter auch in jungen Eiern, deren nur erst angedeutete Granulosa durch eine einzige Schicht abgeplatteter Zellen vertreten war, finden konnte; in manchen Eiern, namentlich aber in den auf einer höheren Entwicklungsstufe befindlichen, waren die in Rede stehenden Gebilde ungemein zahlreich und vertraten alle möglichen Übergangsformen, von den allerkleinsten bis zu den allergrössten. Selbstverständlich weisen auch die beim Känguruh vorgefundenen Gebilde in Bezug auf Struktur und Verteilung dieselben Merkmale auf, wie die schon oben bei der Hündin angegebenen.

Ausser an den Ovarien normaler Tiere habe ich auch noch Untersuchungen angestellt an solchen, die an verschiedenen experimentellen Infektionen (Diphtherie, Milzbrand, Tollwut usf.) beziehungsweise experimentellen Vergiftungen (Atropin, Pilokarpin, Phosphor, Arsenik) zugrunde gegangen waren. Die Ergebnisse stimmen völlig mit den bei gesunden Tieren erhaltenen überein, nur werde ich hier bemerken, dass bei manchen an experimentellen Infektionen,

namentlich an Tollwut, gestorbenen Hündinnen, die Zahl der in den Eiern enthaltenen Gebilde eine grössere war, als in den normalen Fällen; allerdings sind die Unterschiede keine bedeutenden.

Nun ein Wort über die hierbei befolgte Technik. Wie bereits bemerkt, ist es vor allem nötig, ein ganz frisches, fast noch lebend fixiertes Material zu verwenden. Als Fixierungsflüssigkeit eignen sich hierzu besonders Sublimat in wässeriger Lösung, mit Essigsäure versetzt, Zenkersche Flüssigkeit, sowie die osmiumhaltigen Flüssigkeiten (Flemming, Hermann), obwohl mit diesen letzteren die fraglichen Gebilde wegen der zahlreichen im Dotter enthaltenen, sich schwarz färbenden Fetttröpfchen nicht so deutlich ausfallen. Zur Färbung der Schnitte leisten gute Dienste die üblichen Farbstoffe (Hämatoxylin, Hämalaun, Karmalaun und als Kontrastfarben: Eosin, Orange, Aurantia usf.) Vortreffliche Resultate — namentlich bezüglich der Wahrnehmbarmachung des Zentralkerns — liefert Heidenhains Eisenhämatoxylin; minder gute Safranin. Als sehr geeignet erweist sich die Dreifachfärbung Ehrlich-Biondi-Heidenhain. Sehr zierliche, anschauliche, wenn auch nur wenig dauerhafte Präparate erhält man mit Manns Methylblau-Eosin-Methode. Übrigens, wenn die in Rede stehenden Gebilde in den Eiern in reichlicher Anzahl vorhanden sind, so kann man sie auch ohne irgendwelche Färbung — durch einfache Untersuchung der entparaffinierten Schnitte — an der eigentümlichen Lichtbrechung ihres Zentralkerns erkennen.

Es dürfte nun interessant sein zu erfahren, ob denn diese Gebilde vergleichbar, beziehungsweise irgendwie ähnlich sind denjenigen, deren reichliches Vorkommen in den Eiern der verschiedenen Tiere — schon vor längerer Zeit — beschrieben worden ist. Es mögen hier die wichtigsten derselben angeführt werden.

Crety (13) beschreibt verschieden grosse im Dotter des Ovarialeies und der jugendlichen Eiern von Vesperugo Bonaparti und Capra hircus vorkommende Körperchen, die schärfer als der sie umgebende Dotter hervortreten, da sie sich intensiver färben als dieser letztere. In jedem Ei-Schnitt kann man deren drei bis vier beobachten. Sie sind meistens oval, biscuit- oder stäbchenförmig; ihre Kontur färbt sich etwas intensiver, als ob sie von einer Membran umgeben wären. Das Aussehen dieser Gebilde ist ein gleichartiges, strukturloses, die Grösse eine verschiedene:

die kleineren betragen im Durchmesser ein bis sieben, die grössern 14 bis 23 μ. Meistens sind sie von einer breiten Zone, einer lichten, homogenen, durchsichtigen Substanz umgeben; zum Dotter scheinen sie in keinerlei unmittelbaren Beziehung zu stehen. In einigen Fällen stehen jedoch diese intravitellinen Körperchen auf einem mehr oder weniger grossen Teile ihrer Oberfläche zum Dotter in unmittelbarer Beziehung. Nach dem Verfasser sind die diese Gebilde aufweisenden Eier einer primären regressiven Metamorphose des Dotters anheimgefallen: primär nämlich insofern, als das Follikelepithel und der Follikel selbst sich in physiologischen Verhältnissen befinden. Mit dem Fortschreiten der Dottermetamorphose nehmen die Körperchen an Grösse zu; und das Keimbläschen zeigt deutliche Degenerationsspuren. Rückbildung des Eies bedingt auch Rückbildung und gänzliches Schwinden des Follikelepithels und hierbei Schwellung und Wucherung der Thecaelemente. Man hat mit einem Worte jenen Prozess vor sich, den Slaviansky als Atresie des Follikels bezeichnet hat. Schon dieser Umstand liefert — abgesehen von dem grossen Unterschied in Bezug auf Gestalt, Struktur und Anordnung — den Beweis dafür, dass zwischen meinen Gebilden und den von Crety beschriebenen keine Ähnlichkeit besteht. Das nämliche gilt nun wohl auch von den von Regaud und Policard (51) beschriebenen, in den Eiern der Hündin vorkommenden Gebilden, und zwar sowohl in den primordialen, als auch in den schon ausgebildeten, nur eine oder mehrere Schichten von Follikularzellen besitzenden, mit oder ohne Liquor folliculi enthaltenden Hohlraum und auch in solchen, die in Entartung begriffen sind. Es handelt sich um kompakte, gleichartige, anscheinend strukturlose Massen, die sich durch spezielle Methoden (Weigerts Kupferhämatoxylin) färben lassen; sie sollen weiter nichts sein, als das Produkt einer angeblichen Sekretion der Granulosazellen; dieselbe ginge vor sich in der Form von Tröpfeln, die in den intra- und extrazellulären Vakuolen enthalten und mit einer besonders histochemischen Reaktion begabt wären. Diese Substanz soll nun durch die Zona pellucida hindurchtreten, sich allmählich auf dem Eiprotoplasma ansammeln, sodass das zur Reife gelangte Ei eine bedeutende Menge derselben enthält.

Ancel (1) beschrieb im Ovarialei von Helix angetroffene intracytoplasmatische, inbezug auf Gestalt und Grösse veränderliche

Körperchen; es handelt sich meistens um an einer Stelle der Zelle angehäufte Fäden und Körnchen. Bouin (7) traf im Oocyte von Asterina gibbosa fadenförmige, ergastoplasmatische Gebilde an, ähnlich den von denselben Autoren im Embryonalsack der Liliazäen vorgefundenen. Sie haben denselben Ursprung wie diese und auch zeigen sie dieselbe Evolution der Fäden, die gleiche Involution unter Bildung von gleichartigen, hyalinen Massen, dasselbe völlige Schwinden dieser letzteren beim ersten Auftreten von vitellinen Granulationen. Auch diese in bezug auf Gestalt und Grösse verschiedenen Körperchen von Ancel und Bouin zeigen gar keine Ähnlichkeit mit den von mir besprochenen.

Im Ovarialei von Echinus microtuberculatus und von Sphaerechinus granularis fand Van der Stricht (71) im peripherststen Teil des Cytoplasmas, dicht unter der Dotterhaut, ein stets allein vorkommendes, ein voluminöses, chromatophiles Körperchen darstellendes Gebilde, exzentrisch gelegen, und zwar in einer blasseren, aus teils zur Dotterhaut parallel angeordneten, teils gegen das Keimbläschen zu in das Innere eindringenden Strahlen, zusammengesetzten Zone. Nachdem der Verfasser es ausgeschlossen, dass dieses Gebilde als die Attraktionssphäre des Oogonien beziehungsweise der der ersten Reifungsspindel angesehen werden könne, kommt er zu der Annahme, es handle sich um eine spezielle Form der Balbianischen Körperchen.

Nun sowohl wegen der besonderen, konstanten Lage dieser Gebilde, als auch der verschiedenen Anordnung der Strahlen und des Zentralkörperchens und dessen Einfachheit, noch mehr aber mit Rücksicht auf sein ausschliessliches Vorkommen in sehr jugendlichen Eiern und niemals ausserhalb derselben, glaube ich wohl kaum, dass die Van der Strichtschen-Astrosphäre meinen Gebilden entsprechen könne.

Neuerdings hat ferner Van der Stricht (77-78) in den Eiern von Vesperugo noctula zahlreiche dichtgelagerte mehr oder weniger färbbare, meist länglich, zuweilen auch sphärisch geformte Klumpen beobachtet, umgeben von einem aus sehr zahlreichen, dicht gedrängten, im allgemeinen kurzen, mit dem Cytoplasmanetz kontinuierlich zusammenhängende Strahlen bestehenden Sterngebilde. Das Vorhandensein solcher Streifen dürfte nach Ansicht des Verfassers einem zwischen diesen Klumpen und dem umgebenden Dotter vor sich gehenden Austausch von Säften zurückzuführen

sein. Diese Gebilde, die Van der Stricht „boyaux vitellogènes" benannt und für Normalbestandteile des Eies gehalten hat, sind von einem aus einer hyalinen — vielleicht von denselben Klumpen verarbeiteten — Flüssigkeit bestehenden lichten Hof umgeben; die Klumpen wären der Ausdruck eines Evolutionsstadiums der von D'Hollander (16) und von Van der Stricht selbst als im Ei vorkommend beschriebenen Pseudochromosomen, die ihrerseits wieder als das Resultat einer Vermengung von Mitochondrien und vor allem von Chondromiten anzusehen sind. Was die Struktur dieser Körperchen anbetrifft, so ist meistens ihr Aussehen ein dichtes, gleichartiges; in manchen gelungenen Präparaten gewahrt man mitunter Spuren von Stäbchen, den Pseudochromosomen ähnlich, andere Male wieder ist ihre Struktur eine auffallend körnige, mitochondriale.

Schon aus dieser Beschreibung, noch mehr aber aus der Besichtigung der Figuren die Van der Stricht seiner Mitteilung beifügt, geht nun klar hervor, wie diese sehr verschieden gestalteten Gebilde mit den von mir besprochenen nichts zu tun haben. Bei denselben ist das Zentralkörperchen chromatisch, unregelmässig und niemals deutlich begrenzt; meistens erweist es sich als bestehend aus einer Anhäufung von Elementargranulationen (Cytomichrosomen); die das Körperchen umgebende helle Zone ist völlig strukturlos. Hierzu kommt noch, dass diese Van der Stricht'schen Gebilde wohl im Oosplasma, niemals aber in der Zona pellucida und noch viel weniger ausserhalb des Eies vorkommen.

Ich habe auch die Gelegenheit gehabt, einige Ovariumpräparate von Vesperugo noctula, die mir von Herrn Van der Stricht freundlichst zugesandt, zu untersuchen, und es freut mich, ihm an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank hierfür auszusprechen. Dieselben lassen die unter dem Namen „boyaux vitellogènes" beschriebenen Gebilde recht deutlich hervortreten. Die genaue Prüfung dieser Präparate hat mich in meiner Ansicht über den zwischen den fraglichen Gebilden bestehenden Unterschied noch bestärkt.

Schon vor längerer Zeit hat Rondino (54—55) auf ein bei der Hündin und dem Kaninchenweibchen vor Beginn der Reife beziehungsweise Befruchtung im Ei vorkommendes Zentralkörperchen hingewiesen, das wegen seiner Struktur und Evolution nahezu

ganz ähnlich ist dem bisher in den Eiern niederer Tiere vorgefundenen und dem er den Namen Ovocentrum primordiale beigelegt wissen möchte. Bei experimentellen Vergiftungen soll nun dieses Körperchen bedeutend an Volum zunehmen, seine ursprünglich rundliche Kontur wird unregelmässig, buchtig; auch soll mitunter eine Vermehrung dieser Körperchen durch Teilung derselben eintreten.

Offenbar entsprechen diese von Rondino beschriebenen und von ihm als das Centrosoma der Zelle angesehenen Gebilde dem Dotterkern oder Balbianischen Körperchen, das sich bei den Säugetieren eben als ein rundes, homogenes, in der Nähe des Keimbläschens gelegenes, die Farbstoffe stark in sich aufnehmendes, zuweilen von einem hellen Hof umgebenes kleines Gebilde darstellt. Ich werde weiter unten ausführen, wie diese Auffassung auf meine Gebilde nicht anwendbar ist.

Vor kurzem hat Munson (46) in einer sorgfältigen Arbeit über die Oogenese bei einer besonderen Schildkrötenart (Clemmys marmorata) Gebilde beschrieben und veranschaulicht, die sich im Dotter einzelner jugendlichen Ovula vorfinden. Dieselben bestehen aus einem die Farbstoffe stark in sich aufnehmenden, von einer lichteren Zone umgebenen Zentralkörperchen; erstere zeigt eine wenig auffallende, undeutlich strahlige Anordnung; die Strahlen verschmelzen mit dem umgebenden Ooplasma. Auch diese von Munson für Centrosomen gehaltenen Gebilde kommen nur im Dotter vor, niemals in der Zona pellucida oder ausserhalb des Eies: dazu ist gewöhnlich in jedem einzelnen Ei nur eines davon anzutreffen. Neben diesen Gebilden wurden von Munson im Ei von Clemmys marmorata vorkommende Dotterkerne beschrieben; auf Grund seiner Untersuchungsresultate hat er ferner die Einführung neuer Bezeichnungen vorgeschlagen und benennt „Cytozentrum“ die Vereinigung des Centrosoms mit der dasselbe umgebenden Sphäre und „Cytocele“ die des Cytozentrums mit den Keimbläschen.

Es ist mir bis jetzt nicht möglich gewesen, die Untersuchungen Munsons nachzuprüfen: auf Grund der von ihm gegebenen Beschreibung, und mehr noch der dem Texte beiliegenden Abbildungen, glaube ich mich zur Annahme berechtigt, dass seine Gebilde den meinigen nicht entsprechen, sei es wegen der schwierigen Veranschaulichung der peripheren, strahligen Zone, sei es mit

Rücksicht darauf, dass von diesen Gebilden in der Regel nur eines in einem Ei und kein einziges ansserhalb desselben je angetroffen wird.

Auf diese Erfahrungen gestützt, dürfte es wohl gestattet sein, anzunehmen, dass die in den Eiern verschiedener Säugetiere von mir zur Wahrnehmung gebrachten Gebilde, mit keinem der als im Ooplasma vorhanden bis jetzt beschriebenen identisch sind. Es handelt sich somit — in bezug auf das Ei wenigstens — um eine neue, der Aufmerksamkeit des Forschers bisher entgangene Erscheinung.

Es entsteht nun zunächst die Frage: Sind denn diese Gebilde für das Ei charakteristische, ihm ausschliesslich zukommende, oder können dieselben auch in anderen zellulären Elementen des Organismus vorkommen? Ich habe nun in dieser Richtung zahlreiche Untersuchungen mit den verschiedenen Organen, beziehungsweise Geweben und auch mit dem Blute jener Tiere, bei denen ich die Gebilde am häufigsten angetroffen hatte, angestellt, aber niemals ist es mir gelungen, dieselben anderswo zu gewahren, als nur in der Eizelle.

Ich hatte bereits eine grosse Anzahl von Untersuchungen zu Ende geführt, als ich im vorigen Jahre im zweiten Teile einer sehr wichtigen Abhandlung Emil Rohdes (52) über die Struktur der Zelle zahlreiche in den Nervenzellen der Spinalganglien des Frosches vorkommende Gebilde beschrieben fand, die den meinigen ganz ähnlich waren: ebenso wie letztere bestanden dieselben aus einem intensiv färbbaren, von einer recht deutlichen, lichteren, radiären Zone umgebenen Zentralkörperchen. Diese Gebilde, von sehr verschiedener Grösse, zeigten sich meistens besonders zahlreich in einer und derselben Zelle, fanden sich nicht nur im ganzen Protoplasma, sondern auch mitunter in grosser Anzahl im Kern. Ausser im Zellleib wurden von Rohde häufig auch Gebilde ausserhalb der Zelle, ganz freiliegend angetroffen. Aber nicht nur in den Spinalganglien-Zellen des Frosches, sondern auch in denen der Katze und des Hundes fand er das nämliche Vorkommnis: nur fehlte bei diesen Tieren die das Zentralkörperchen umgebende, radiär angeordnete, periphere Zone vollständig. Zeigten nun der Arbeit beigegebenen Abbildungen schon an und für sich die grosse Ähnlichkeit der von Rohde beschriebenen Gebilde mit den meinigen. Als neuerdings dieser Autor im dritten Teil

seiner Arbeit (53) seinen Befund auch auf die Nervenganglien-Zellen einiger Weichtiere, darunter speziell der Tethys (See-Mollusken), ausdehnte und hierbei seine Beschreibung ausser mit Figuren auch noch mit photographischen Aufnahmen erläuterte.

Vergleicht man nun diese letzteren mit denen von einigen meiner Präparaten,[1]) so ergibt sich daraus deutlich, dass die in den Nervenganglienzellen verschiedener Tiere vorkommenden, von Rohde genau beschriebenen Gebilde in bezug auf Gestalt und Struktur den von mir in den Eiern der Säugetiere vorgefundenen gleichen.

Ich brauche wohl nicht erst hervorzuheben, dass das Vorkommen von ähnlichen Gebilden in zelligen Elementen, welche in bezug auf Funktion und Herkunft so verschiedenartig sind, wie eben Eizelle und Nervenganglienzelle, sowie das Vorhandensein derselben bei auf der zoologischen Stufenleiter so weit voneinander abstehenden Tierarten (Säugetiere, Amphibien, Mollusken), diesem Befunde eine weit höhere Bedeutung verleiht. Es handelt sich nämlich offenbar nicht um vereinzelt vorkommende, einer besonderen Zellenkategorie beziehungsweise Tierklasse eigentümliche Elemente, sondern um solche, die für den Bau der Zelle von allgemeiner, wahrscheinlich auch grosser Bedeutung sind.

Nach diesen kurzen Ausführungen können wir nun zur Hauptfrage übergehen: Welche Bedeutung soll nun den beschriebenen Gebilden zuerkannt werden? Um diese Frage leichter und sicherer beantworten zu können, erscheint es zweckmässig, die Lösung einer Nebenfrage anzustreben.

Ich habe bereits erwähnt, dass die von mir im Ei und von Rohde in den Nervenganglienzellen angetroffenen Gebilde, sowohl im Inneren der Zelle als auch ausserhalb derselben, ganz frei liegen können, dass also neben intrazellulären auch noch extrazelluläre Formen zu finden sind. Es drängt sich somit die Frage auf: Wandern diese Gebilde von aussen her in die Zelle, oder treten sie vielmehr aus derselben heraus und werden dadurch frei?

Es ist leicht begreiflich, dass wenn diese Frage eine sichere Lösung zuliesse, man schon einen grossen, entscheidenden Schritt auf dem dunklen, beschwerlichen, zu einer Deutung der rätselhaften Gebilde führenden Weg gemacht hätte. Leider aber sind die Untersuchungen an lebendem Material nicht möglich, sodass

[1]) D. Cesa-Bianchi. Dell'esisteura di particolari formazioni nell'novo di alenni mammiferi (con 6 microfotografie). Bollettino della Società medico-chirurgica di Pavia. 1905 N 2.



von einer sicheren Lösung überhaupt nicht die Rede sein kann, sondern nur von einer wahrscheinlichen.

Rohde vertritt beharrlich die Meinung, dass die von ihm besprochenen Elemente aus der Zelle heraustreten und von dieser nach aussen wegrückten bis sie schliesslich vollständig frei würden; ja, er geht noch weiter, indem er annimt, dass manche der herausgetretenen Gebilde sich in kleine Körnchen auflösen und darauf wieder in die Zelle zurückwandern können. Nun, wenn Rohde seine Untersuchungen nicht gerade an lebendem Material ausgeführt — was jedenfalls wohl schwerlich der Fall sein dürfte —, so kann diese seine Angabe keinen andern Wert haben, als den einer Hypothese, denn ebensogut liesse sich die Sache umkehren und sagen, dass die angeblich aus der Zelle getretenen und in dieselbe wieder zurückgewanderten Gebilde vielmehr in dieselbe zuerst ein und nachträglich aus derselben herausgetreten sind.

Um nun auf die Hauptsache wieder zurückzukommen, so halte ich es ebenfalls für weit wahrscheinlicher, dass die fraglichen Gebilde, im vorliegenden Falle, aus dem Ei heraustreten und sich durch die Zona pellucida hindurch zwischen die Zellen der Granulosa und wohl auch des Ovariumstromas lagern, und dies aus dem Grunde, da die Körperchen in dem Maße an Grösse zunehmen, je weiter sie von der Mitte des Ooplasmas nach der Peripherie hin wegrücken, sowie auch deshalb, weil die auf der Grenzlinie zwischen Dotter und Zona pellucida sitzenden, noch mehr aber die vollständig im Inneren dieser letzteren gelegenen, ihre Struktur merklich verändern (das Zentralkörperchen wird weniger auffallend, die periphere Zone büsst ihre strahlige Anordnung ein und auch die Gestalt der Gebilde wird eine andere, indem dieselben nicht mehr rundlich, sondern länglich beziehungsweise halbmondförmig erscheinen), vor allem aber im Hinblick darauf, dass nur einzelne zwischen den Granulosa- und Stromazellen liegende Gebilde sich gut erhalten zeigen, während die übrigen verändert, in feine Körnchen zerteilt; mit einem Worte einem Degenerationsprozess anheimgefallen sind. Ferner, liefern die soeben beschriebenen Struktur- und Formveränderungen der Körperchen in den Hauptzügen das nämliche Bild, das man bei den sicherlich degenerierten, in den in Atresie begriffenen Eiern zu Gesicht bekommt, was zu dem Schlusse berechtigt, dass auch die extrazellulären Formen von einem Zerstörungsprozess ergriffen sind.

Obwohl ich nun ein Heraustreten der in Rede stehenden Gebilde aus dem Ei für weit wahrscheinlicher halte, so vermag ich trotzdem keinen sicheren Beweis dafür zu liefern; es wird daher zweckmässig erscheinen, bei Erörterung der den fraglichen Gebilden zukommenden Deutung, die Möglichkeit — wenn auch nicht die Wahrscheinlichkeit — eines Eindringens in das Ei von aussen her ins Auge zu fassen.

Drei Hypothesen lassen sich nun auf Grund dieser Annahme aufstellen: entweder handelt es sich um stark veränderte Zellen der Granulosa, oder um Leukozyten oder aber um parasitäre Formen.

Das Eindringen von Granulosazellen ins Ei ist eine seit längerer Zeit bekannte Tatsache. Auf dieselbe hatten zuerst Lindgren (37), Sehlen (61), Bonnet (6) hingewiesen, später wurde sie bestätigt von Matschinsky (40) beim Menschen, von Brunn beim Sperling, von Strahl bei Lacerta agilis, von Ruge (56) bei Siredon pisciformis und Salamandra maculosa, von Bühler bei den Cyklostomen und dem Koregonis, von Caullery (11) bei den Tunikaten und Echinocardium cordatum, und noch später von Virchow (79), Schockaert (59), Mingazzini (43), Kohlbrügge (31) bei den Reptilien, und noch von anderen Forschern bei einer grossen Anzahl von Tierspezies. Neuerdings haben Perez (48) und Dubuisson (18—19) — welcher letztere die Ergebnisse des ersteren bestätigt hat — einige Batrachier längere Zeit hungern lassen und hierbei eine bedeutende Resorption von in Reifung begriffenen Eiern bemerkt. Während die jugendlichen Eier unverändert bleiben, zeigen die schon ziemlich entwickelten eine reichliche Einwanderung von Granulosazellen in den Dotter, es gesellen sich hinzu noch Leukozyten, die das Ei rasch zerstören. In diesem Falle, meint Perez, sind nun also die Phagocyten die Zellen, durch welche die Eier normalerweise ernährt werden. Interessant ist diese Verkehrung der Funktion, wie auch der Umstand, dass das Ooplasma, wo das Reserve-Material des Dotters verarbeitet worden, sich unfähig zeigt, dasselbe wieder zu verflüssigen und zu verwerten: es sind fremde Zellen, die hier dessen Einschliessung und Vernichtung überwachen.

Bezüglich des Eindringens von Granulosazellen in das Ei, möchte ich hier daran erinnern, dass manche Autoren (Schockaert,

Kohlbrügge) der Meinung sind, dass dieselben, im Ooplasma angelangt, zerfallen und zur Bildung des Ernährungsdotters beitragen. Nach Ansicht der grossen Mehrzahl der Forscher soll jedoch die Einwanderung von Granulosazellen ins Ooplasma wohl nicht mit der Ernährung des Eies zusammenhängen, sondern vielmehr dessen Entartung und Zerstörung bedingen. Einen Beweis hierfür liefert die Tatsache, dass es niemals möglich wird, in vollkommen normalen Eiern Granulosazellen nachzuweisen, während dies bei offenbar in Entartung begriffenen Eiern ein häufiger Befund ist.

Ruge, Ebner (21), Caullery u. a. haben noch das Eindringen von Leukozyten in das Ei beschrieben, und zwar sowohl isoliert, als auch gleichzeitig mit den Zellen der Granulosa; auch diese Einwanderung soll zur Vernichtung des Eies das ihrige beitragen. Was mich anbelangt, so habe ich wohl sehr oft ein Eindringen von Granulosazellen in das Ei, niemals aber ein solches von Leukozyten in dasselbe beobachtet. Die eingewanderten Zellen bewahren ihre Struktureigentümlichkeiten, bleiben stets individualisiert und zeigen niemals eine — auch nur entfernte — Ähnlichkeit mit den von mir beschriebenen Gebilden. Zudem sind die dieselben beherbergenden Eier stets von einem sehr auffälligen Degenerationsprozess ergriffen; die Zona pellucida ist beträchtlich verdichtet, der Dotter zertrümmert, das Keimbläschen retrahiert, das deformierte chromatische Netzwerk nimmt nur schwach und ungleichmässig die Farbstoffe in sich auf.

Mit Rücksicht auf all diese Erscheinungen, lassen sich meine Gebilde in keiner Weise als Modifikationen von in das Ei eingewanderten Granulosazellen, beziehungsweise Leukozyten ansprechen. Und auch wohl kaum, glaube ich, können dieselben als parasitäre Gebilde angesehen werden, wenn auch ihre eigentümliche Struktur geeignet erscheint, eine solche Annahme zu rechtfertigen.

Das Vorhandensein von Parasiten im Ei ist bereits mehrfach beobachtet worden. Ich werde erwähnen: Podwyssozki (50), der im Hühnerei Coccidien antraf, Mingazzini (44), der im Ovarialei von Lacerta zwei verschiedene Arten von Parasiten vorfand, die eine gehörig zu den Myxosporidien, die andere zu den bereits von Blochmann (5) in den Geweben und den Eiern verschiedener Insekten angetroffenen sogenannten pseudo-bakterischen Parasiten.

O. Hertwig (29) beschrieb in den Froscheiern vorkommende spindelförmige Körperchen, die er unbestimmt gedeutet: entweder als Dotterkerne oder als Konkremente des Dotters. Dieser Befund wurde später von Schultze (60) bestätigt.

Ich habe bereits gesagt, dass ich kaum glaube, man könne die von mir beschriebenen Gebilde als Parasiten ansprechen. Derlei Parasiten wären doch wenigstens sonderbar, da man dieselben ebenso gut bei ganz normalen Tieren, wie auch bei solchen vorfindet, die den verschiedensten Intoxikationen und Infektionen unterzogen worden, ferner in gar so verschiedenartigen zelligen Elementen, wie eben Ei und Nervenganglienzelle, und schliesslich noch dazu bei Tieren, die auf der zoologischen Skala so weit entfernt voneinander abstehen (Säugetiere — Amphibien — Mollusken).

Nimmt man dagegen an — was doch viel wahrscheinlicher erscheint — dass die in Rede stehenden Gebilde, anstatt in das Ei einzudringen, aus demselben heraustreten und nach aussen hinwandern, so ist damit die Zulässigkeit weiterer ihre Deutung betreffenden Annahmen gegeben. Ich habe bereits erwähnt, welche und wie viele im Ooplasma von ausserordentlich zahlreichen Tieren vorkommende Gebilde beschrieben worden sind; manche derselben, die mit den meinigen eine grössere Ähnlichkeit zu besitzen schienen, habe ich auch ausführlicher besprochen, in der Absicht festzustellen, ob und welche Beziehungen zwischen beiden bestünden.

Ich möchte nun auf ein weiteres als im Ei vorkommend beschriebenes Gebilde — ohne Zweifel das allerwichtigste — aufmerksam machen: ich meine nämlich den Dotterkern oder das Balbianische Körperchen.

Das Vorkommen dieses Gebildes wurde zuerst beschrieben in den Eiern der Arachniden, wo es zu ansehnlicher Grösse gelangt und eine eigentümliche Struktur zeigt. Es besteht aus einem ein zartes Bläschen darstellenden zentralen und einem aus dünnen, gleichartigen konzentrisch gelagerten Lamellen zusammengesetzten peripheren Teil; im Innern des Bläschens findet sich häufig ein dickes blassfarbiges Klümpchen. Später wurde das Balbianische Körperchen auch in den Eiern von sehr vielen Tieren und selbst mancher Säuger (Maus, Meerschweinchen, Katze,

Affe, Mensch usf.) angetroffen. Schwieriger ist dessen Veranschaulichung bei Kaninchen (van Beneden (69), Winiwarter [81]) und Hund. Im Gegensatz jedoch zum Balbianischen Körperchen der niederen Tiere, besitzt jenes der Säugetiere eine sehr einfache Struktur: es besteht nämlich aus einem rundlichen neben dem Keimbläschen liegenden Gebilde (6—7 μ Durchmesser), das bei starker Vergrösserung aus zwei verschiedenen Zonen, einer peripheren lichteren und einer zentralen dunkleren zusammengesetzt erscheint. Dieses Körperchen ist in einem Ei stets allein vorhanden (Henneguy [28]); die seltenen Fälle, von angeblich zwei, drei, selbst vier Balbianischen Körperchen in einem Ei sind wohl auf Zertrümmerung des einzigen in diesem letzteren vorhandenen Dotterkerns zurückzuführen (Schultz [60], Balbiani [2-3], Mertens [42]). Der Dotterkern wird angetroffen – wenigstens bei den Wirbeltieren — nur in jugendlichen, noch im Ovarialepithel liegenden Primordialeiern, in den Eiern der Pflügerschen Schläuche, sowie in sehr jungen Follikeln, wo die Granulosabildung erst eingeleitet ist. Später verschwindet es, man weiss nicht genau wie; Tatsache ist es, dass man es in den weiter entwickelten Eiern, der Granulosa aus drei bis vier Zellschichten besteht, nicht mehr zu Gesicht bekommt.

Bei den wirbellosen Eiern bleibt es lange noch erhalten, sodass es im ausgetretenen Ei und sogar im Embryo anzutreffen ist.

Was nun den Ursprung des Dotterkerns anlangt, so hat Balbiani diesen Kern anfangs als eine, vom Follikelepithel herstammende, ins Ei eingewanderte wirkliche Zelle gedeutet; später erkannte er aber seine Herkunft vom Keimbläschen, was jetzt endgültig festgestellt zu sein scheint. Der zuerst von Boule (8) und Jol (32) bemerkte Übergang mancher Teile des Keimbläschens wurde späterhin von Blochmann (4), Stuhlmann (65), Leydig (36), Korschelt, Will (80), Weissmann, Ischikawa, Lameere (33) u. a. bestätigt.

Van Bambeke (67) hat beim Ovarialei von Scorpaena Scropha den Austritt besonderer Fäden aus dem Keimbläschen beschrieben; dieselben nehmen gleiche Farbstoffe auf wie das Chromatin des Keimbläschens und sollen nach Van Bambekes Ansicht die Entstehung des Balbianischen Körperchens ver-

anlassen. Wolterek nimmt an, dass bei den Ostracoden der Dotterkern durch Diffusion des Kernstoffs entstanden ist.

Zahlreiche Annahmen wurden nun zur Erklärung des Dotterkerns aufgestellt. Es wurde zunächst an die Möglichkeit gedacht, dass derselbe das Bildungszentrum der plastischen Elemente des Eies darstelle (Siebold, Carus, Balbiani), daher der Name „embryogenes Bläschen", den ihm Milne-Edwards beigelegt. Von Allen-Thomson wurde er hingegen als das Bildungszentrum der Ernährungselemente des Dotters angesehen. Nach Lubbock, von Ihering, Schütz, Schimkewitsch und Monticelli soll er weiter nichts sein als eine verdichtete Partie des Dotters, eine Anhäufung von Reserve-Materialien, die mit dem Wachsen des Eies resorbiert werden. Später sah ihn Balbiani als ein männliches Element an, das zur Erzeugung des Keims eine Art Vorbefruchtung des Eies ausübe und bei der Parthenogenesis eventuell zu einer vollständigen Ausbildung des Eies führen und das Hervorgehen eines vollkommenen Tieres zu ermöglichen imstande sei. Sabatier (57) betrachtet ihn gleichfalls als ein männliches Element; dasselbe wandere gegen die Peripherie des Eies und verschwinde schliesslich durch Resorption von Seiten des Dotters. Mit Rücksicht darauf, dass das Balbianische Körperchen wegen seiner Zusammensetzung ganz das Aussehen eines zelligen Elementes zeigt, hat Henneguy (26) es als ein Ancestralorgan analog dem Grosskern der Infusorien aufgefasst, dem, wie bekannt, sämtliche organische Lebenserscheinungen dieser Wesen unterstehen.

In einer späteren Zeit hat Balbiani (3) selber, auf Grund weiterer Untersuchungen dem Dotterkern eine ganz andere Deutung gegeben: derselbe stelle weiter nichts dar als das Centrosoma des Eies; die periphere Zone des Dotterkerns entspreche der Attraktionssphäre. Dieses Centrosoma habe seine physiologischen Eigenschaften eingebüsst und müsse schliesslich verschwinden. Balbiani stützt sich hierbei auf den Umstand, dass ausser dem Dotterkern kein anderes im Ei vorkommendes Gebilde beschrieben worden ist, das als Centrosoma gedeutet werden könnte. Er nimmt die Theorie Boveris an, der zufolge das Centrosoma der Segmentationszellen des Eies einzig und allein vom Centrosoma des Spermatozoons herstamme, da jenes des Eies durch physiologische Entartung zu Grunde gegangen.

Später sprachen sich Mertens (42), Janošik, Julin, Gurwitsch (25), Skrobansky (62), Van der Stricht (73), D'Hollander (17) u. a. in demselben Sinne aus, sodass jetzt das Balbianische Körperchen von der grossen Mehrzahl der Forscher als das Centrosoma des Eies angesehen wird.

In seiner Arbeit über das menschliche Ei äussert sich Van der Stricht wie folgt: „Il est incontestable qu'au point de vue morphologique le noyau vitellin présente une ressemblance frappante avec la sphère attractive. Au sein de la couche vitellogène on trouve en effet une masse centrale, se colorant en rouge par la safranine et pouvant renfermer une ou deux granulations centrales. Elle correspond évidemment au centrosome de Boveri, ou bien au corpuscule central, plus la zone médullaire de la sphère attractive de Van Beneden. La couche pâle, parfois striée, environnante est l'homologue de la couche corticale de cette sphère. La couche vitellogène peut être comparée à la région astéroïde de cette sphère.“

Schon aus dem, was ich über Herkunft, Struktur und Auffassung des Balbianischen Körperchens bisher gesagt habe, ist deutlich zu entnehmen, dass dasselbe keinerlei Berührungspunkte zu den von mir beschriebenen Gebilden aufzuweisen vermag. Denn, will man auch von den bei diesen Gebilden bestehenden grossen Strukturverschiedenheiten — als Balbianische Körperchen sind nämlich Gebilde von grundverschiedener Struktur beschrieben worden — absehen, so ist es doch Tatsache, dass, während der Dotterkern im Ei nur vereinzelt und — bei den Säugetieren wenigstens — nur in sehr jungen Eiern vorkommt, die von mir besprochenen Formen, in einem und demselben Ei meistens zahlreich vorhanden und von verschiedener Grösse sind; auch sind sie nur in jenen Eiern anzutreffen, die einen Grad der Entwicklung erreicht haben, wo die Granulosa aus mindestens drei bis vier Zellschichten besteht, niemals aber — höchst seltene Fälle ausgenommen — in jungen Eiern.

Anderseits aber geschieht es nicht selten, dass man bei einem und demselben Ovariumschnitt gut entwickelte Eier zu sehen bekommt, deren Dotter manche der von mir beschriebenen Gebilde, neben sehr jungen ein kleines in der Nähe des Keimbläschen gelegenes rundliches Körperchen aufweisen, das intensiv die Farbstoffe in sich aufnimmt und von einem helleren Hof

umgeben ist; mit anderen Worten ein Balbianisches Körperchen, ganz entsprechend der sonst gegebenen klassischen Beschreibung desselben.

Nachdem es nun ausgeschlossen erscheint, dass die in Rede stehenden Gebilde in die — nunmehr sehr weiten — Kategorie der als Balbianische Dotterkerne beschriebenen Gebilde gehören können, so bleibt über die Natur derselben nur eine letzte Annahme übrig, nämlich die, man habe es mit Centrosphären zu tun. Das Zentralkörperchen wäre das Centrosoma, die periphere, radiäre Zone die Attraktionssphäre. Und das ist eben die Erklärung, die Rohde für die in den Nervenzellen der Spinalganglien des Frosches von ihm angetroffenen Gebilde, nach Verwerfung der parasitären Annahme und Ablehnung eines eventuellen Vergleichs mit dem Richtungskörperchen des Eies, zulässt. Rohde ist der Ansicht, dass die Sphäre der Ganglienzellen des Frosches den Sphären des Autoren, und zunächst wegen ihrer Struktur der Attraktionssphäre Van Benedens entspreche. Die Sphären der Ganglienzellen des Frosches, die, wie bereits gesehen, den von mir im Ei angetroffenen entsprechen, würden ferner selbständige, mit spezifischem Protoplasma versehene Gebilde darstellen, die in ihrer Zusammensetzung die Zelle nachahmen: sie bestehen aus einer dem Zellprotoplasma entsprechenden Grundsubstanz und einem oder mehreren Zentralkörnchen, die an den Kern erinnern. Diese Bestandteile der Sphäre lassen sich deutlich unterscheiden durch die Färbungen, und zwar sowohl voneinander als auch vom Protoplasma der sie beherbergenden Zelle, sodass die Sphäre als ein in der Zelle enthaltener Fremdkörper erscheint. Überdies ist in der Zelle die Lage der Sphären keine festbestimmte, da sie ebensogut im Zellkörper als im Kern, sowie auch vollständig ausserhalb der Zelle liegen und sich als ganz unabhängige Gebilde verhalten können. Was ihre Zahl anbetrifft, so finden sich sehr grosse Schwankungen: eine Zelle kann entweder gar keine, oder nur eine, oder mehrere, oder auch eine grosse Menge derselben enthalten. Rohde lässt die Sphären aus winzig kleinen Körnchen (Keimen) entstehen; vom Kern weg sollen sie in das Protoplasma und aus der Zelle treten. Manche der herausgetretenen Gebilde können dann in sehrk leine Körperchen zerfallen, hierauf in das Zellprotoplasma wieder zurückkehren und, im Kern angelangt, den Ausgangspunkt bilden für eine neue Generation von Sphären.

Letztere können schliesslich eine Teilung erfahren, ohne hierdurch eine solche der Zelle zu bedingen, und üben daher keinerlei Einfluss auf diese aus.

Die Nervenzellen der Spinalganglien mancher Säugetiere (Hund, Katze) sollen einen ähnlichen Befund liefern. Da nun die darin vorkommenden Gebilde sowohl bezüglich der Struktur wie auch der Grösse und der Affinität zu den Farbstoffen sich mit dem Zentralkörnchen der Sphäre vollständig decken, so sind dieselben nach Rohdes Ansicht als Centrosomen aufzufassen. So wie die Sphären können auch sie in wechselnder Anzahl in der ganzen Zelle vorhanden sein, sowohl im Kern als im Protoplasma und ebenfalls aus der Zelle heraustreten.

Rohde hatte später bei den Nervenganglienzellen einiger Mollusken einen ähnlichen Befund erhoben wie bei den Spinalganglienzellen des Frosches; dadurch wurde er nicht nur in seiner Meinung bestärkt, es seien diese Gebilde als Centrosphären zu deuten, sondern auch zur weiteren Forschung über ihre feinere Zusammensetzung angeregt, zu welchem Behufe er andere bekannte Gebilde des Protoplasma, Mitochondrien und Chondromiten verglich.

Bekanntlich wurden von Benda und Meves als Mitochondrien besondere, spezifisch färbbare, auch Cytomikrosomen benannte Granulationen bezeichnet, die zuerst im Cytoplasma der Spermatiden und später auch in dem von zahlreichen anderen Zellen, sowie im Ei vorgefunden wurden. Durch lineare Anordnung in Reihen können die Mitochondrien die Entstehung von länglich gestalteten, beziehungsweise stäbchenförmigen, unter dem Namen Chondromiten bekannten Gebilden veranlassen. Die physiologische Deutung dieser Formen ist eine noch sehr dunkle.

Rohde nimmt an, dass die von ihm in Nervenganglienzellen angetroffenen Gebilde der Vereinigung von Mitochondrien und Chondromiten ihre Entstehung verdanken und dass ferner dieselben bei ihrem Zerfall wiederum die Bildung dieser eigentümlichen Formen bedingen können.

Dies sind in kurzer Zusammenfassung die Schlüsse, die sich aus den sorgfältigen Untersuchungen Rohdes ziehen lassen.

Ich frage nun: Ist denn beim gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse Rohdes Hypothese ohne weiteres anzunehmen und kann dieselbe auf alle Gebilde erstreckt werden, deren Vorhandensein

im Ei ich zur Wahrnehmung gebracht und deren Merkmale an die Rohdeschen erinnern?

So anziehend und suggestiv die Annahme auch erscheint, glaube ich doch, dass man sie — vorläufig wenigstens — nur unter der grössten Reserve darf gelten lassen. Gar zu viele Einwände lassen sich gegen dieselbe erheben und auf die man wohl kaum eine erschöpfende Erwiderung zu geben vermag.

Ich will hier nur einzelne dieser Einwände anführen. Bekannt ist es, wie vielfach man sich bisher mit der Schwierigkeit einer Wahrnehmbarmachung der Centrosomen, noch mehr aber der Attraktionssphären in den Zellen der verschiedenen Tiere, speziell der Säugetiere befasst hat; es gehören zu deren Nachweis äusserst sorgfältige Fixierungen, besondere technische Methoden und eine minutiöse Beobachtung. Die von mir beschriebenen Gebilde hingegen sind auch mit den ganz gewöhnlichen Verfahren und den einfachsten Färbungen leicht und deutlich zu erkennen, ja, sie sind mitunter sogar an einfach entparaffinierten Schnitten wahrnehmbar.

Dazu kommt noch, dass während die Strahlen der bisher bekannten Attraktionssphären sehr zart und von dem umgebenden Protoplasma — mit dem sie verschmelzen — kaum zu unterscheiden sind, diejenigen meiner Gebilde, sowie der Rohdeschen, auf dem Protoplasma recht deutlich hervortreten und weit mehr als dieses die Farbstoffe aufnehmen. Auch zeigen sie eine scharfe Demarkationslinie gegen das Protoplasma, worin sie eingebettet liegen, sodass — wie eben Rohde ganz richtig bemerkt — die fraglichen Gebilde sich in der Zelle wie Fremdkörper ausnehmen.

Andererseits stimmt auch die verschiedene Anzahl und die grosse Häufigkeit der in einem und demselben zelligen Element vorkommenden Gebilde mit der bisher gegebenen Beschreibung der Centrosomen und Centrosphären nicht überein, nachdem wir ja doch wissen, dass in einer Zelle gewöhnlich nur ein einziges, selten zwei Centrosomen angetroffen werden: noch weniger ist mit unseren Kenntnissen der Umstand vereinbar, dass die beschriebenen Gebilde teils ausserhalb, teils innerhalb der Zelle und manche sogar ganz frei ausserhalb des Zellleibes vorkommen können.

Bekannt ist nun auch, dass die in den Zellen der niederen Tiere angetroffenen Centrosphären und Centrosomen in bezug auf Form und Struktur von den bei den Wirbeltieren, speziell

den Säugetieren, vorkommenden so sehr abweichen, dass man sie bei oberflächlicher Prüfung für ganz anders beschaffene Gebilde halten möchte; die von mir beschriebenen entsprechen dagegen in bezug auf Form, Struktur und Lage vollkommen den von Rohde bei den Amphibien und Mollusken vorgefundenen.

Es wurden überhaupt Centrosomen und Centrosphären bisher als wesentliche Bestandteile der Zelle gehalten, die deutlicher, ja nach einigen Autoren erst dann zur Wahrnehmung gelangen, wenn die Zelle ein besonderes funktionelles Stadium, d. i. die Mitose erreicht; kurz gesagt: das Vorhandensein der Centrosomen und der betreffenden Attraktionssphären soll mit diesem besonderen Funktionsstadium der Zelle innig zusammenhängen. Die in Rede stehenden Gebilde dagegen treten im Zellleib nicht nur als unabhängige, fremde Elemente auf, sondern sie sind es auch tatsächlich, da man sie als selbständig lebende Formen ausserhalb der Zelle antreffen kann und in keinerlei Beziehung zur Mitose dieser letzteren stehen; denn sie finden sich in vollkommen ruhenden Zellen und sind darin auch recht deutlich sichtbar. Überdies kann bei ihnen eine Teilung eintreten, ohne hierdurch auch eine solche der sie beherbergenden Zelle zu bedingen.

Dass die von Rhode beschriebenen Gebilde auch im Kern vorkommen können und sogar von diesem ihre Entstehung herleiten, kann wohl schwerlich der hier in Frage stehenden Annahme als Stütze dienen. Dieser gewiss wichtige Umstand würde erst dann einen Ausschlag gebenden Wert erlangen, wenn wirklich der Beweis erbracht wäre, dass die Centrosomen und die Centrosphären vom Kern herstammen; allein, wenn auch heutzutage manche Autoren an dieser Annahme noch festhalten, so ist doch nicht in Abrede zu stellen, dass die Mehrzahl derselben ihnen eine cytoplasmatische Herkunft zuerkennt, indem sie diese Gebilde aus einer besonderen, vom Kern ganz unabhängigen Substanz entstehen lässt. Ich möchte ferner daran erinnern, dass es mir bei meinen Untersuchungen niemals gelungen ist, irgendwelche noch so winzige Gebilde im Innern des Keimbläschens zu gewahren.

Wenn man nun aber andererseits die Annahme Rohdes gelten liesse und dieselbe auch auf meine Gebilde beziehen wollte, wie sollte man alsdann die Balbianischen Körperchen auffassen, die in den jugendlichen Eiern der Säugetiere leicht anzutreffen

sind und seit lange und von einer langen Reihe von Autoren, als die wahren Centrosomen der Eizelle angesehen werden?

Nach der nunmehr fast allgemein angenommenen Theorie Boveris — nur wenige Befunde (Le Dantec [35], Munson [45], Blanc) sprechen gegen dieselbe — ist die zu einem gewissen Entwicklungsgrad gelangte Eizelle Centrosomlos, und das Centrosoma der Segmentationszellen stammt ausschliesslich vom Centrosoma des Spermatozoons. Es ist nun leicht einzusehen, dass, wenn diese Theorie sich als richtig erweisen sollte, man die von mir beschriebenen Gebilde doch nicht als Centrosphären ansehen könnte, da sie ausschliesslich in jenen Eiern angetroffen werden, die einen beträchtlichen Entwicklungsgrad erreicht haben und der Reifung nahe sind.

In Anbetracht all dieser Momente glaube ich also, es lasse sich wohl kaum die von Rohde aufgestellte Hypothese annehmen. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird die Lösung dieser verwickelten Frage nur durch weiter ausgedehnte, an einer grossen Anzahl der verschiedenartigsten Tiere angestellte Untersuchungen über die innerste Zusammensetzung der Zelle ermöglicht werden.

Zum Schlusse noch eine Bemerkung. Demjenigen, der sich mit dem Studium der Natur der Centrosomen und der dazugehörigen Attraktionssphäre beschäftigt hat, wird es gewiss nicht entgangen sein, welch grosse Dunkelheit auf diesem Gebiete noch herrscht und dass man tagtäglich unter diesem Namen ganz verschiedene Gebilde beschrieben findet, die gar keine Ähnlichkeit miteinander zeigen. Es wäre daher zweckmässig, bestimmt festzusetzen, welche Deutung diesen Gebilden zukommt, ob nämlich die Centrosomen und die dazugehörigen Sphären als der Zelle eigentümliche, mit einer besonderen Phase der Zelltätigkeit innig zusammenhängende Elemente zu betrachten sind, oder nicht. Im bejahenden Falle ist von Jedermann leicht einzusehen, dass den von mir beschriebenen Formen eine solche Deutung nicht gebührt.

März 1905.

Literaturverzeichnis.

1. Ancel: Les corps intracytoplasmiques dans l'oocyte d'Helix. C. R. Soc. de Biol. T. 54.
2. Balbiani: Sur l'origine du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. Zool. Anz. 1883.
3. Derselbe: Centrosome et „Dotterkern". Journal de l'Anat. et de la Phys. 1893.
4. Blochmann, Über die Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über Beginn der Blastodermbildungen. Heidelberg 1884.
5. Derselbe: Über das Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten. Centralbl. f. Bakter. und Parasit. 1892.
6. Bonnet: Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer. Gewonnen am Schafei. Arch. f. Anat. und Phys. (Anat. Abt.) 1884.
7. Bouin: Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans l'ovocyte d'Asterina gibbosa. Bibl. Anat. T. VI.
8. Boule: La structure de l'ovaire des Phallusiadées. C. R. Acad. des Sciences. 1883.
9. Boveri: Zellenstudien. Heft 4. Über die Natur der Centrosomen. Jena, Fischer. 1901.
10. Carnoy et Lebrun: La vésicule gérminative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule 1897, 98, 99.
11. Caullery et Siedlecki: Sur la résorption phagocytaire des produits genitaux inutilisés chez l'„Echinocardium cordatum" Penn. C. R. Acad. des Sciences. 1903. II. Sem. p. 496.
12. Child: Centrosome and Sphere in the Ovarian Stroma of Mammals. Zool. Club. Univ. Chicago. N. S. V. 231—32.
13. Crety: Sulla degenerazione fisiologica primitiva del vitello delle ova nei mammiferi. Ric. Lab. di Anat. di Roma. Vol. III.
14. Derselbe: Contribuzione alla conoscenza dell' ovaio dei Chirotteri. Ric. Lab. di Anat. di Roma. Vol. III.
15. Derselbe: Contribuzione alla conoscenza dell' uovo ovarico. Ric. Lab. di Anat. di Roma. Vol. IV.
16. D'Hollander: Les pseudochromosomes dans les oogonies et les oocytes des oiseaux. Bibl. Anat. T. XIII. 1904.
17. Derselbe: Recherches sur l'oogenèse et sur la structure et la signification du noyau vitellin de Balbiani chez les oiseaux. Archiv d'Anat. microsc. T. VII. F. 1, 1904
18. Dubuisson: Dégénérescence normale des ovules non pondus. C. R. Acad. des Sciences. 1903, 1. Sem.
19. Derselbe: Dégénérescence des ovules. C. R. Soc. de Biol. 1904, 16 Dic.
20. Dumez: Rapports du cytoplasme et du noyau dans l'œuf de „Cytherea chione L." La Cellule, T. XIX.
21. Ebner: Über das Verhalten der Zona pellucida zum Eie. Anat. Anz. Bd. XVIII, p. 55—62.

22. Erlanger: Recherches sur l'origine, le rôle et la structure du corpuscule central. C. R. Soc. de Biol. 1891.
23. Derselbe: Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIX.
24. Giardina: Note sul meccanismo della fecondazione e della divisione cellulare, studiato principalmente in uova di Echini. Anat. Anz. Bd. XXI, Nr. 20.
25. Gurwitsch: Idiozom und Centralkörper im Ovarialeie der Säugetiere. Arch f. mikr. Anat., 1900.
26. Henneguy: Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des Vertebrés. Journ. de l'Anat. et de la Phys., 1893.
27. Derselbe: Note sur la vésicule de Balbiani. C. R. Soc. de Biol., 1893.
28. Derselbe: Leçons sur la cellule. Paris 1896.
29. Hertwig, O.: Über das Vorkommen spindeliger Körper im Dotter junger Froscheier. Morph. Jahrb., 1885.
30. Holmgren: Von den Oocyten der Katze. Anat. Anz., Bd. XVIII.
31. Kohlbrügge: Die Entwicklung des Eies vom Primordialstadium bis zur Befruchtung. Arch. f. mik. Anat., Bd. LVIII.
32. Jol. Sur l'origine des cellules du follicle et de l'ovule chez les Ascidiens. C. R. Acad. des Sciences. 1883.
33. Lameere: La réduction karyogamique dans l'ovogenèse. Bull. Ass. roy. de. Belg. 1889.
34. Lebrun: La vésicule germinative et les globules polaires chez les Anoures. La Cellule. 1901.
35. Le Dantec: Centrosome et fécondation. C. R. Acad. des Sciences. 1899. I. Sem.
36. Leydig: Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies. Spengels Zool. Jahrb. 1888.
37. Lindgren, H.: Über das Vorhandensein von wirklichen Porenkanälchen in der Zona pellucida des Säugetiereies und über die von Zeit zu Zeit stattfindende Einwanderung der Granulosazellen in das Ei. Arch. für Anat. und Entwick. 1877. Bd. I.
38. London: Des corpuscules centraux dans les cellules sexuelles et sarcomateuses. Arch. Soc. Biol. Saint-Petersbourg 1900.
39. Mac Leod: Contribution à l'étude de la structure de l'ovaire des mammifères. Arch. de Biologie. T. I, F. 2. T. II, F. 1.
40. Matschinsky: De l'atrophie des ovules dans les ovaires des mammifères. Annal. de l'Inst. Pasteur. 1900. N. 3.
41. Mead: The origin of the Egg Centrosomes. Journ. Morph. XII. 391—94.
42. Mertens, H.: Récherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'ovule des mammifères et des oiseaux. Arch. de Biologie. T. XIII., F. 3.
43. Mingazzini: Corpi lutei veri e falsi nei Rettili. Ric. Lab. di Anat. dei Roma. Vol. IV.
44. Derselbe: Nuove specie di Sporozoi. Atti Ac. dei Lincei (Rend.). 1892, V. I.

45. Munson: The ovarian Egg of Limulus. Contribution to the Problem of the Centrosome and Yolknucleus. Journ. Morph. XV, 111—120.
46. Derselbe: Researches on the Oogenesis of the Tortoise (Clemmys marmorata). The American Journ. of. Anatomy. V. III. 1904.
47. Nagel: Das menschliche Ei. Arch. f. mikr. Anat. 1888.
48. Perez: Sur la résorption phagocytaire des ovules chez les Tritons. Ann. de l'Inst. Pasteur. 1903, N. 10.
49. Prenant: Sur le protoplasme supérieur. Journ. de l'anat. et de la Phys. 1898—1899.
50. Podwissozki: Centralbl. f. allgem. Pathol. 1890.
51. Regaud et Policard: Sécrétion par les cellules folliculaires d'un produit particulier, accumulation de ce produit dans le protoplasme de l'ovule, chez le chien. C. R. Soc. de Biol. 1901. C. R. de l'assoc des anat. Lyon 1901.
52. Rohde, E.: Untersuchungen über den Bau der Zelle. II. Über eigenartige aus der Zelle wandernde „Sphären“ und „Centrosomen“, ihre Entstehung und ihren Zerfall. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 75, H. 2.
53. Derselbe: III. Die Entstehung von Mitochondrien und Chondromiten aus eigenartigen intra- und extrazellulären Sphären. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 76, H. 1.
54. Rondino: Il centrosoma nelle uova non fecondate di alcuni mammiferi. Arch. di Ost. e Gin. An. 4. N. 12. 1897.
55. Derselbe: Sulla struttura del centrosoma delle cellule ovariche dei mammiferi e specialmente delle loro modificazioni in seguito ad intossicazioni sperimentali. Arch. di Ost. e Gin. Vol. X, N. 6. 1903.
56. Rüge: Vorgänge am Eifollikel der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. 1889.
57. Sabatier: Sur le noyau vitellin des Aracnides. C. R. Acad. des Sciences. 1885, II. Sem.
58. Derselbe: Sur les cellules du follicule de l'œuf et sur la nature de la sexualité. C. R. Acad. des Sciences. 1888, I. Sem.
59. Schockaert: L'ovogénèse chez le „Thysanozoon Brocchii“. La Cellule. XVIII, 1901.
60. Schultze: Unters. nach der Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1887.
61. Sehlen von D.: Beitrag zur Frage nach der Mikropile des Säugetiereies. Arch f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1882.
62. Skrobansky: Zur Frage über den sogenannten „Dotterkern“ (corpus Balbiani) bei Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 62, H. 2.
63. Derselbe: Beiträge zur Kenntnis der Ovogenese bei Säugetieren. Arch. für mikr. Anat. Bd. 62, H. 3.
64. Stoeckel: Über Teilungsvorgänge in Primordialeiern bei einer Erwachsenen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 53, Heft 3.
65. Stuhlmann: Die Reifung des Arthropodeneies. Bericht. der Nat. Gesell. zu Freiburg. 1886.
66. Van Bambeke: Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf. I. Rapport de la vésicul germinative avec la peripherie des vitellus. Arch. de Biol. T. IV, F. 4°.

67. Derselbe: II. Elimination d'élements nucleaires dans l'œuf ovarico de „Scropaena scorpha". Arch. de Biol. T. XIII, 1893.
68. Derselbe: III. Recherches sur l'ovocyte de „Pholcus phalangoides". Archives de Biologie. T. XV, F. 4°.
69. Van Beneden: Contribution à la connaisance de l'ovaire des mammifères. Arch. de Biol. T. I., F. 3°.
70. Derselbe: Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. Arch. de Biol. 1883.
71. Van der Stricht: Sur l'existence d'une astrosphère dans l'oocyte au stade d'accroissement. C. R. Assoc. des Anat. 1899.
72. Derselbe: Étude de la sphère attractive ovulaire à l'état pathologique dans les oocytes en voie de dégénerescence. Livre jub. dédié à Ch. van Bambeke 1899.
73. Derselbe: Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la Femme. Verhandl. Anat. Gesellschaft. XII. Versammlung.
74. Derselbe: Les pseudochromosomes dans l'oocyte de Chauve souris. C. R. de l'Ass. des Anat. 1902.
75. Derselbe: La structure et la polarité de l'œuf de Chauve souris. C. R. de l'ass. des Anat. 1903.
76. Derselbe: Signification de la couche vitellogène dans l'oocyte de Tégénaire. C. R. de l'Ass. des Anat. Toulouse 1904.
77. Derselbe: La couche vitellogène et les mitochondries de l'œuf des mammifères. Verhand. d. Anat. Gesell. Jena 1904.
78. Derselbe: La structure de l'œuf des mammifères. Archives de Biologie. T. XXI, 1904.
79. Virchow, Hans: Durchtreten von Granulosa-Zellen durch die Zona pellucida des Säugetiereies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV, S. 113—116.
80. Will: Über die Entstehung der Dotter bei den Amphibien. Zool. Anzeig. 1884.
81. Winiwarter: Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères. Archives de Biologie. T. XVII, F. 1°.
82. Derselbe: Nachtrag zu meiner Arbeit über Oogenese der Säugetiere. Anat. Anzeig., Bd. XXI, N. 15.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXII.

Fig. 1. Ovarialfollikel einer jungen Hündin. Zwei Körperchen im Ooplasma. Zenkersche Flüssigkeit. Färbung: Hämatoxylin-Eosin. (Koristka Obj. 1/15 Semi-Apochromat. Komp.-Ok. 6.)

Fig. 2. Ovarialfollikel einer Hündin. Ein Körperchen im Ooplasma und eines im Innern des Zona pellucida, teilweise im Dotter. Färbung und Vergr. wie 1.

Fig. 3. Ovarialfollikel eines jungen weiblichen Känguruh. Zwei grosse Gebilde im Ooplasma. Zenkersche Flüssigkeit. Färbung: Hämatoxylin-Eosin. (Koristka Obj. 1/15 Semi-Apochromat. Komp.-Ok. 4.

Fig. 4. Ovarialfollikel eines jungen weiblichen Känguruh. Sehr zahlreiche kleine Körperchen im Ooplasma. (Färbung und Vergrösserung wie bei Fig. 3.

Fig. 5. Ovarialfollikel einer jungen Hündin. Zahlreiche Körperchen von verschiedener Grösse im Ooplasma: einige derselben teilweise im Innern der Zona pellucida gelegen.

Fig. 6. Ovarialfollikel einer erwachsenen Hündin. Ein kleines Körperchen im Ooplasma; zwei weitere vollständig im Innern der Zona pellucida gelegene.

Fig. 7. Follikel einer erwachsenen Hündin. Vier Gebilde teils im Ooplasma, teils im Innern der Zona pellucida. (Fig. 5—7 Färbung und Vergr. wie bei Fig. 1.)

Fig. 8. Schnitt durch das Ovarium einer Hündin. Zahlreiche Follikel (eines derselben mit zwei Eiern), mit Körperchen im Dotter. Zenkersche Flüss. Färbung: Hämatoxylin-Eosin. (Koristka Obj. 5. Komp.-Ok. 4.)

Fig. 9. Ovarialfollikel eines jungen weiblichen Känguruh. Ein grosses Gebilde im Ooplasma. Scharfe Differenzierung der verschiedenen Schichten. Zenkersche Flüss. Färbung: Methylblau-Eosin (Mann). (Koristka Obj. $^{1}/_{15}$ Semi-Apochromat, Komp.-Ok. 6).

Fig. 10. Ovarialfollikel eines jungen weiblichen Känguruh. Zwei grosse Gebilde an der Peripherie des Ooplasmas.

Fig. 11. Ovarialfollikel einer jungen Hündin. Zahlreiche Körperchen von verschiedener Grösse im Ooplasma.

Fig. 12. Ovarialfollikel einer jungen Hündin. Zahlreiche Körperchen ohne sichtliche Struktur, zwischen den Zellen der Granulosa umhergestreut.

Fig. 13. Ovarialfollikel einer erwachsenen Hündin. Zwei Körperchen im Ooplasma, andere zwischen den Zellen der Granulosa.

Fig. 14. Ovarialfollikel einer Hündin, zwei Eier enthaltend. Körperchen im Dotter und zwischen den Granulosazellen. Neben diesem Follikel ein Ei in Entartung begriffen, zahlreiche eingewanderte Granulosazellen enthaltend. (Fig 10—14 Färbung und Vergr. wie Fig. 9.)

Über die Zellformen des lockeren Bindegewebes.

Von

Dr. med. **Alexander Maximow,**

Professor der Histologie und Embryologie an der Kaiserlichen Medizinischen Militär-Akademie zu St. Petersburg.

Hierzu Taf. XXXIII, XXXIV und XXXV.

1. Einleitung.

Das normale lockere Bindegewebe stellt gewiss ein sehr gewöhnliches histologisches Objekt vor. Dennoch ist aber die Frage über die verschiedenen darin befindlichen Zellformen weit entfernt von ihrer endgültigen Lösung; das bezieht sich nicht nur auf die Histiogenese, sondern auch auf den Zustand im normalen erwachsenen Organismus.

Gerade in der letzten Zeit ist das allgemeine Interesse für das genannte Gewebe wieder besonders wach geworden und zwar nicht so sehr von Seiten der Histologen, als vielmehr von Seiten der Pathologen, ein Umstand, welcher leicht erklärlich ist. Der Anstoss zur Wiederaufnahme der Studien über das Bindegewebe ist nämlich vor allem durch die zahlreichen neueren Untersuchungen über die entzündliche Neubildung von Bindegewebe gegeben worden; sie mussten notwendigerweise auch das Gebiet der normalen Histologie streifen und es wurden dabei sofort viele neue Fragen aufgerollt. Ausserdem hat sich in den letzten Jahren, ebenfalls hauptsächlich von pathologischer Seite, die hämatologische Literatur grossartig entwickelt — und dabei ist neues Licht geworfen worden auch auf die noch immer so dunkle und komplizierte Frage der genetischen Wechselbeziehungen zwischen Blut und Bindegewebe.

Wenn man heutzutage die verschiedenen neueren Arbeiten über die Zellen des Bindegewebes liest, gewinnt man die Überzeugung, dass hier zur vollständigen Klärung der Sache noch recht viel zu machen übrig bleibt. Der embryonale Ursprung der verschiedenen Zellformen ist nur noch sehr wenig untersucht worden. Ihre Beziehungen zu einander, zu den verschiedenen Leukocytenformen, ihre Rolle bei der Entzündung — über alle diese Fragen herrscht noch Uneinigkeit unter den Autoren. Es ist nicht einmal die Terminologie der normalen Zellformen des

Bindegewebes festgestellt: das, was der Eine unter der Bezeichnung „Mastzelle“, „Plasmazelle“, „Clasmatocyt“ versteht, deckt sich oft ganz und garnicht mit den Vorstellungen, die sich ein anderer Forscher über dieselben Begriffe gebildet hat. Und doch wäre ein Fortschritt der Erkenntnis auf diesem Gebiete besonders wünschenswert, denn kein anderes Gewebe hat eine so grosse Verbreitung im Organismus, wie das Bindegewebe und die verschiedenen darin befindlichen Zellen haben für die Ernährung und den Stoffwechsel aller anderen Gewebe gewiss eine sehr grosse Bedeutung.

Es herrscht ja bis jetzt übrigens auch in der hämatologischen Literatur, in den so überaus komplizierten Fragen der Abstammung und Entstehungsweise der Blutzellen und namentlich der verschiedenen Leukocytenformen eine erschreckende Uneinigkeit, ich möchte sogar sagen Verwirrung — es genügt, in den Heften der „Folia hämatologica“ nachzuschlagen, um sich zu überzeugen, was dabei z. B. sogar in der Terminologie geleistet wird. Blut und Bindegewebe sind aber eng verwandte Gewebsarten, beides Differenzierungsprodukte des ursprünglichen primären Mesenchyms und es ist sicher, dass diese verwandschaftlichen Beziehungen, speziell in bezug auf den Austausch gewisser zelliger Elemente, auch im erwachsenen Zustande des Organismus bestehen bleiben können. Kein Wunder also, dass die Verwirrung und Uneinigkeit von dem Gebiete der Hämatologie auch auf das so nahe Gebiet des Bindegewebes herübergegriffen hat. Auch für die Zukunft bleibt die Frage über die Zellformen des Bindegewebes eng verknüpft mit dem Fortschritt unserer Kenntnisse von der Entstehung der verschiedenen Blutzellenarten und von ihren genetischen Wechselbeziehungen.

Bei meinen eigenen Untersuchungen über entzündliche Neubildung von Bindegewebe (25—28) habe ich fortwährend die Mangelhaftigkeit unserer Kenntnisse über die normalen Zellformen des Bindegewebes empfunden und nach Möglichkeit selbst versucht, die Lücken auszufüllen. In meinen Arbeiten finden sich auch kurze Angaben über normales Bindegewebe und in der letzten Zeit habe ich mich damit speziell beschäftigt. Ich interessierte mich vor allem für die Zusammensetzung des Bindegewebes im normalen erwachsenen Organismus der verschiedenen Säugetiere. Aber auch andere Tierarten wurden von mir gelegentlich unter-

sucht und ferner beschäftigte ich mich auch mit der embryonalen Histogenese der verschiedenen Bindegewebszellarten. In der vorliegenden Arbeit berichte ich vorerst über den ersten Teil, über die Zellformen des normalen lockeren Bindegewebes bei erwachsenen Säugetieren. Das übrige genannte Material wird seine Bearbeitung später finden.

In den folgenden Zeilen wird es also meine Aufgabe sein, die verschiedenen im Bindegewebe vorkommenden Zellformen genauer zu beschreiben, sie zu präzisieren, miteinander zu vergleichen und endlich auch ihre Beziehungen zu einander und zu den Elementen des Blutes nach Möglichkeit festzustellen.

Eine allgemeine Literaturübersicht vorauszuschicken ist wohl überflüssig; die notwendigen Vergleiche mit den Resultaten anderer Forscher werde ich im Laufe der Schilderung der eigenen Resultate machen.

Ich will hier gleich am Anfange die hauptsächlichsten Formen aufzählen, die im Bindegewebe der Säugetiere von den verschiedenen Autoren als bestimmte scharf ausgeprägte Zellarten in der neueren Zeit unterschieden werden: 1) eigentliche Bindegewebszellen oder Fibroblasten, 2) Mastzellen (Ehrlich), 3) gekörnte Clasmatocyten Ranviers, 4) Adventitiazellen, Clasmatocyten Marchands, 5) rhagiocrine Zellen Renauts, 6) Makrophagen Metschnikoffs und Dominicis, 7) Plasmazellen Unnas, 8) Polyblasten Maximows, 9) kleine, runde, amöboide, einkernige, ungekörnte Wanderzellen, 10) acidophil-gekörnte Wanderzellen, 11) Fettzellen.

Einige von diesen Formen werden von manchen Autoren nicht als besondere, selbständige Zellarten anerkannt; so erklären z. B. Schreiber und Neumann, (41), Schreiber (42, 43), z. T. auch Pappenheim (31, 32, S. 165, 33, S. 271 u. 268) die verschiedenen Clasmatocyten für identisch mit den Mastzellen. Einige (z. B. Loewenthal 22) scheinen keinen Unterschied auch zwischen Plasmazellen und Mastzellen zu finden. Viele (Ranvier 36, Maximow 25—28, Dominici 7, 8) treten für die enge genetische Zusammengehörigkeit der kleinen amöboiden Wanderzellen mit den Clasmatocyten, Makrophagen und Polyblasten ein usw. Im Folgenden wird es eben unsere Aufgabe sein, die Existenzberechtigung dieser verschiedenen Zellformen zu prüfen und nach Möglichkeit ihre Beziehungen zu einander festzustellen.

2. Material und Methoden der Untersuchung.

Von Säugetieren habe ich untersucht: Kaninchen, Meerschweinchen, weisse Ratte, weisse Maus, Igel, Hund, Katze. Von jeder Tierart sind zahlreiche erwachsene und gesunde Exemplare verwendet worden. Ich habe auch ein bedeutendes Material von Embryonen und jungen Tieren gesammelt, die ausführliche Bearbeitung desselben behalte ich mir aber, wie gesagt, für die Zukunft vor.

Die Frage, woher, aus welchem Teil des Tierkörpers das lockere Bindegewebe zur Untersuchung zu entnehmen ist, ist nicht gleichgültig. Erstens hat das Bindegewebe durchaus nicht überall die gleiche zellige Beschaffenheit und zweitens ist es nicht überall zur Untersuchung in gleicher Weise geeignet. Der erstgenannte Umstand erfordert eigentlich theoretisch die Untersuchung aller möglichen Teile und Organe des Tierkörpers. Da solches de facto unmöglich ist, ist man genötigt, wenigstens einige der wichtigsten Organe zur Untersuchung mit heranzuziehen. Ausser dem eigentlichen lockeren Bindegewebe, wie man es unter der Haut, zwischen den Muskeln und anderen Organen trifft, ist es z. B. deswegen ratsam, auch die serösen Häute, Netz und Mesenterium, ferner das interstitielle Gewebe verschiedener Drüsen zu berücksichtigen: dort findet man mitunter Zellformen, die im gewöhnlichen lockeren Bindegewebe selten sind oder ganz fehlen, in grossen Mengen vor. Vor allem müssen aber das Blut und die blutbildenden Organe auch nach Möglichkeit in den Bereich der Untersuchungen und zwar mittelst derselben Methoden mit herangezogen werden. Es ist nämlich, wie wir sehen werden, über alle Zweifel erhaben, dass die beiden genetisch eng verwandten Gewebe, das Blut und das lockere Bindegewebe, auch im erwachsenen Organismus in innigsten Beziehungen zueinander stehen und dass vor allem die verschiedenen Leukocyten des Blutes für die Genese mancher Zellformen im Bindegewebe die grösste Bedeutung haben. Ohne genaue Kenntnis der Blutelemente und ihrer Genese in den blutbildenden Organen kann man folglich auch die Befunde im Bindegewebe nicht richtig beurteilen. Der zweite Umstand, dass nämlich das Bindegewebe nicht überall dieselbe, für die Untersuchuug gleich günstige Beschaffenheit besitzt, erfordert die Anwendung sehr verschiedener, entsprechend angepasster Methoden.

Wie ich schon früher mehreremale hervorgehoben habe, bietet bei den Säugetieren die günstigsten Bedingungen nicht das sehr fettreiche subcutane, sondern das zartere, fettarme lockere intermusculäre Bindegewebe, wie es sich in der Bauchwand findet. Es stellte mein Hauptobjekt vor.

Die Untersuchung geschah auf verschiedene Weise und zwar erstens an frischen, zweitens an verschiedenartig fixierten Präparaten.

Bei Untersuchung eines frischen, ungefärbten Fetzens des lockeren Bindegewebes unter dem Mikroskop ohne Zusatzflüssigkeit sieht man natürlich sehr wenig; besser ist es schon, wenn man mittelst einer mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllten Prawazschen Spritze nach Ranvier ein lokales Oedem erzeugt und das ödematöse Gewebe untersucht. Hier gelingt es schon meist bei einiger Übung die verschiedenen unten beschriebenen Zellformen zu

unterscheiden. Sehr gute Resultate ergiebt aber diese Methode in der Kombination mit der vitalen oder, besser gesagt, supravitalen Färbung.

Ganz abgesehen von der vitalen Nervenfärbung, sind bekanntlich von vielen Autoren sehr erfolgreiche Untersuchungen mittelst der vitalen Färbung an den verschiedensten Zellen und Geweben ausgeführt worden, wobei hauptsächlich Methylenblau und Neutralrot zur Verwendung kamen. In der letzten Zeit ist es besonders Arnold (2—5) gelungen, in den verschiedensten Zellarten sehr interessante Strukturdetails mittelst dieser Methode klarzustellen und unsere Kenntnisse über die Granula und die Plasmosomen der Zellen und über ihre Beteiligung am Stoffwechsel zu bereichern. Unter anderem erwähnt er auch gelegentlich über Färbungseffekte an Bindegewebszellen und Leukocyten, sodass ich seine Angaben noch später berüksichtigen werde. Auch Rosin und Bibergeil (40) benutzten die vitale Färbung mit sehr verschiedenen Anilinfarben zur Untersuchung der zelligen Elemente des Blutes — sie arbeiteten zu diesem Zwecke auch eine neue scharfsinnige Methode aus. Endlich hat Renaut (37—39) vor kurzem die supravitale Neutralrotfärbung auch gerade zum Studium des lockeren Bindegewebes angewandt. Nach meinen eigenen Erfahrungen kann ich die supravitale Färbung zum Studium der Zellformen des Bindegewebes ganz besonders empfehlen; sie ist, wie wir sehen werden, imstande, manche Strukturbesonderheiten deutlicher zu zeigen, als die gewöhnliche Fixationstechnik.

Zuerst habe ich das Methylenblau und das Neutralrot versucht, da das erstere aber weniger deutliche Bilder gibt, habe ich mich schliesslich nur auf das Neutralrot [1]) beschränkt. Die Anwendung ist die denkbar einfachste und entspricht eigentlich der schon erwähnten Ranvierschen Methode. Man stellt sich eine gesättigte Lösung von Nr in physiologischer Kochsalzlösung her — der Farbstoff löst sich in ziemlich geringer Menge. Am eben getöteten Tiere wird an einer beliebigen Stelle ein Hautlappen von genügender Grösse abpräparirt und mittelst der Pravaz'schen Spritze, deren Nadel man schräg unter den blossgelegten Muskel einsticht, werden ein paar Tropfen der Lösung, etwa 0,5 ccm, in das intermuskuläre Bindegewebe eingespritzt. Es bildet sich eine halbkugelförmige Oedembeule und nach 1—2 Minuten wird an der Kuppe der Beule die Muskelschicht mit einem Scheerenschnitt abgetragen und ein kleines Stückchen der roten geléartigen Masse des ödematösen Bindegewebes herausgeschnitten und auf den Objektträger in einen kleinen Tropfen frischer Nr-Lösung gebracht. Die überschüssige Nr-Lösung wird nach einigen Sekunden entfernt, das Präparat mit einem Deckglas bedeckt, eventuell mit Vaseline umrandet und untersucht. Zerzupfung mit Nadeln ist nur bei Vorhandensein grösserer Fettläppchen nötig und ist im allgemeinen eher schädlich, da dabei viele Zellen mechanisch verletzt werden. Bei der Untersuchung gebrauchte ich zuerst immer den heizbaren Objekttisch, es stellte sich aber später heraus, dass die Färbungsresultate dadurch nicht beeinflusst werden, sodass die Untersuchung bei gewöhnlicher Zimmertem-

[1]) In der folgenden Darstellung gebrauche ich für die Bezeichnung der einzelnen Fixierungs- und Färbungsmethoden Abkürzungen, so z. B. statt Neutralrot Nr.

peratur geschehen kann. Die gefärbten zelligen Elemente halten sich ziemlich lange in gutem Zustande und verändern sich sehr langsam, sodass man bequem Zeichnungen anfertigen kann. Die beschriebene Nr-Färbung ist also eigentlich eine Kombination von intra- und supravitaler Färbung.

Um brauchbare fixierte Präparate des lockeren intermuskulären Bindegewebes herzustellen, ist es natürlich unmöglich, einfach ausgeschnittene Stücke davon in gewöhnlicher Weise zu bearbeiten. Es kommt viel darauf an, die topographischen Beziehungen der Zellen zu einander nicht zu verändern, um sie dann auch im Präparat in der richtigen Lage zu haben. Man muss also danach trachten, die dünne Schicht intermuskulären Gewebes in situ zu fixieren und auch der Fläche parallel zu schneiden, denn fast alle Zellen stellen vornehmlich platte, in einer Ebene liegende Gebilde vor.

Diese Bedingungen werden auf folgende Weise erfüllt. Die Haare an der Bauchwand werden rasiert, die Bauchwand geöffnet, es wird in die Bauchhöhle ein kleines, quadratisches (von 1—2 cm die Seite), mit einer Öffnung in der Mitte versehenes Korkstückchen eingeführt und dann fixiert man den beliebigen Abschnitt der Bauchwand in ihrer ganzen Dicke mittelst Igelnadeln resp. (für Alkohol) gewöhnlicher Stecknadeln am Korkstück. Wenn dies geschehen ist, schneidet man das aufgespannte Stück heraus und fixiert es. In 90% Alkohol werden die Nadeln und der Kork entfernt und die durchstochenen Ränder des Stückes abgeschnitten. Man bekommt auf diese Weise regelmässige quadratische Stücke, die die Dicke der Bauchwand haben und nach Celloidineinbettung der Oberfläche parallel geschnitten werden. Selbstverständlich ist dieses Verfahren bei grossen Tieren, Hunden, Katzen u. dergl. deswegen ungünstig, weil hier die Bauchwand viel zu dick ist. Hier fixiert man in der beschriebenen Weise im ausgespannten Zustande nicht die ganze Dicke der Bauchwand, sondern nur zwei abpräparierte Muskelschichten mit der dünnen Bindegewebschicht dazwischen.

Zur Untersuchung der dünnen Membranen, Mesenterium und Netz, gebrauchte ich die von mir schon früher (25, S. 21) beschriebene Methode, die in dem Ausspannen der Membranen über der Öffnung abgeschnittener Reagensglashälser besteht.

Die verschiedenen anderen Organe wurden zur Untersuchung ihres Bindegewebes in gewöhnlicher Weise fixiert.

Zum Studium der blutbildenden Organe fertigte ich aber, und zwar hauptsächlich, auch Deckglaspräparate an. Trockene Präparate kamen aber selten zur Anwendung. Zum Studium der Zellstrukturen und speziell auch der Zellgranula leistet meiner Meinung nach diejenige Deckglasmethode viel besseres, welche in der neueren Zeit hauptsächlich von Jolly (19) empfohlen worden ist. Sie besteht darin, dass man eine dünne Schicht frischen Gewebes, sei es nun Blut oder Knochenmark, auf das Deckglas bringt und dann sofort in die Fixierungsflüssigkeit eintaucht. Die Deckgläschen mit der fixierten Gewebsschicht an der einen Seite werden dann wie gewöhnliche Präparate und wie Schnitte weiter behandelt und gefärbt. Das Beschicken des Deckglases mit dem frischen Gewebe muss möglichst schonend geschehen — für Flüssigkeiten, wie Blut oder Peritonealflüssigkeit in derselben Weise wie bei

Anfertigung eines gewöhnlichen trockenen Blutpräparates, für Gewebe wie Knochenmark, Milz etc. in der Weise, dass man mit der frischen Schnittfläche eines kleinen Gewebsstückchens die Deckglasoberfläche an mehreren Stellen sanft berührt, wobei am Glase stets massenhaft Zellen haften bleiben; sie sind hier alle ganz intakt und schön flach ausgebreitet.

Als Fixierungsflüssigkeiten benutzte ich, ebenso wie in meinen früheren Arbeiten, absoluten Alkohol (A) und warme Zenkersche Flüssigkeit (Z), ferner kam auch die vor kurzem von Helly (13, 14) empfohlene Mischung in Anwendung — Zenkersche Flüssigkeit, in welcher die Essigsäure durch käufliches Formol ersetzt ist, Zenker-Formol (ZF). Ebenso, wie zur echten Z.-Flüssigkeit der Eisessig, so wird auch hier das Formol unmittelbar vor dem Gebrauch hinzugesetzt. Ich kann die Angaben Hellys durchaus bestätigen, dass die Z. F. Fixierung vor allem die Granulationen, z. B. die eosinophilen und amphophilen, z. T. auch die Mastzellenkörnchen ganz vorzüglich konserviert. Dünne Membranen und Deckglaspräparate fixierte ich 20—30 Minuten mit ZF, Gewebsstücke vier Stunden und behandelte sie weiter nach Helly. Die letzteren wurden in Paraffin eingebettet, ausser den Bauchwandpräparaten, die sich in Paraffin nicht gut schneiden lassen und deswegen in Celloidin eingebettet werden mussten. Alle sonstigen zum Schneiden bestimmten, mit A. und Z. fixierten Präparate wurden stets in Celloidin eingebettet. Für das Studium des lockeren Bindegewebes in der Bauchwand sind zu dünne Schnitte ungünstig — sie müssen etwa 7,5 μ betragen.

Während des Niederschreibens meines Manuskriptes erschien die Mitteilung von Dominici (8) über seine neue Methode (Jod + Sublimat + Formol, JSF) zur Untersuchung von Bindegewebe. Nachprüfungen, die ich sofort unternahm, bestätigten, dass seine Fixierung in der Tat zum Studium der Zellformen im Bindegewebe, vor allem der ruhenden Wanderzellen, vorzüglich geeignet ist. Doch ermöglicht sie kaum mehr zu sehen, als die anderen von mir gebrauchten Methoden, z. B. richtig angewandte Z.-Fixierung; die Centrosomen in den Zellen treten nach JSF viel schlechter hervor, die Mastzellenkörner bleiben löslich, sodass sie nach der Färbung von metachromatischen Höfen umgeben erscheinen und im Protoplasma der ruhenden Wanderzellen tritt oft starke, z. T. wohl sicher künstliche Vacuolisierung ein. Jedenfalls ist Dominici im Unrecht, wenn er behauptet, dass meine Methoden zur Erforschung der Verwandlungen der Polyblasten ungeeignet sind.

Von Färbungen benutzte ich auch jetzt meine früheren Methoden, also polychromes Methylenblau nach Unna (Mbl.), Eisenhämatoxylin nach Heidenhain (Eh.), eventuell mit van-Giesonscher Nachfärbung (EhvG.), letztere beide nur nach Z.-Fixierung und ferner auch meine (25, S. 19—20) Hämatoxylin-Fuchsin S.-Aurantia Färbung (H.F.A.).

Zum Studium der Mastzellen und vor allem zum unbedingt sicheren Nachweis derselben ist es, wie ich schon früher (27) hervorgehoben habe, unbedingt notwendig, auf das sorgfältigste jede Berührung des Präparats mit Wasser oder wässerigen Lösungen zu vermeiden. Celloidinschnitte von A.-Präparaten oder mit A. fixierte Deckglaspräparate resp. Membranen müssen

infolgedessen (nach Michaelis) in in 50% Alkohol gesättigter Thioninlösung (Th.) gefärbt werden. Es ist sehr vorteilhaft, die Färbungsdauer bis zu 24, selbst 48 Stunden zu verlängern; dann folgt Differenzierung in Alkohol, Oel, Xylol, Balsam. Alle Mastzellengranula sind dabei stets tadellos erhalten und metachromatisch rotviolett gefärbt.

Bei den mit Z. F. nach Helly fixierten Präparaten geben auch Mbl. und Eh. resp. EhvG. ganz gute Färbungen. Besonders zweckmässig sind hier aber die von Helly nach Z. F. empfohlenen Granulafärbungen mit Triazid (Tr.) nach Arnold (1) und mit Eosin-Azurblau (E. Az.) nach Nocht (29). Ihre Anwendung bei Deckglaspräparaten und Membranen ist höchst einfach, ebenso bei Paraffinschnitten. Aber auch Celloidinschnitte von mit Z. F. fixierten Präparaten können damit sehr gut gefärbt werden, besonders mit E. Az. Nur muss das Celloidin vorher mittelst Alkohol-Aether entfernt werden. Die Färbungsdauer mit E. Az. betrug bei mir 2—12 Stunden. Nach meinen Erfahrungen darf aber die Azurlösung nicht älter als 2—3 Wochen sein.

Im normalen lockeren Bindegewebe unterscheide ich auf Grund meiner Untersuchungen folgende Zellformen: 1. Fibroblasten, 2. Mastzellen, 3. ruhende Wanderzellen (Clasmatocyten), 4. kleine amöboide Wanderzellen (Lymphocyten), 5. Plasmazellen, 6. eosinophile Zellen, 7. Fettzellen. Im Folgenden beschreibe ich jede von diesen Zellarten in einem besonderen Abschnitt.

3. Fibroblasten.

Diese Zellart bietet am wenigsten Schwierigkeiten bei der Untersuchung und über ihre Struktur und Bedeutung sind eigentlich alle Autoren einig. Diese eigentlichen Bindegewebszellen sind es, welche im Laufe der ontogenetischen Entwicklung und auch bei der entzündlichen Gewebsneubildung die faserige Collagensubstanz erzeugen. Diese Tätigkeit der Zellen ist in den meisten Arbeiten über Bindegewebsentwicklung gerade in der letzteren Zeit viel sorgfältiger untersucht worden, als die Entstehung der verschiedenen Zellformen selbst und deswegen ist sie auch, wenigstens in morphologischer Hinsicht, ziemlich klargestellt.

Die Fibroblasten sind so typisch, dass man sie eigentlich mit keiner anderen Zellart verwechseln kann. Bei allen untersuchten Tieren sehen sie ganz ähnlich aus. Sehr schön treten sie schon an den supravital mit Nr. gefärbten Präparaten hervor (Taf. 33, Fig. 1—4, Fbl.).

Man sieht, dass es grosse, aber sehr dünne, platte Zellen sind, die zwischen den collagenen (C) und elastischen (El) Fasern zerstreut liegen und deren Struktur überall klar zu übersehen ist, wo sie vor dem Untersucher flach ausgebreitet erscheinen. Die Form ist sehr mannigfaltig — der Zelleib löst sich in breite, flache, band- oder segelförmige Ausläufer auf; da die letzteren am frischen Nr.-Präparat oft künstlich von den collagenen Bündeln abgehoben werden, kann man sie meistens bis zu ihren Enden verfolgen. Man sieht, dass ihre Ränder bogenförmige Ausschnitte und zackenförmige Vorsprünge bilden und an den Enden mit spitzen Zacken versehen sind. Immer aber sind dabei die Ränder des Zelleibes äusserst blass und zart konturiert und an den Enden der Ausläufer verdünnt sich sogar das Protoplasma oft derart, dass seine Grenzen hier nicht zu definieren sind.

Das Protoplasma bleibt entweder ganz farblos, oder es bekommt von Nr. einen blassen rötlichen Schimmer; von Strukturdetails sieht man gewöhnlich wenig: die Grundsubstanz ist sehr schwach lichtbrechend und erscheint fast homogen, mit feinster, blasser Körnelung, die vielleicht der Ausdruck eines netzigen Baues ist. In den Endabschnitten der Ausläufer ist die Körnung kaum sichtbar — hier treten dafür mitunter feinste Längsfasern auf, die in die Zwischensubstanz überzutreten scheinen. Es können aber auch bloss feinste von aussen dem Zelleib anliegende Collagenfäserchen sein.

In einigen Fällen findet man im Fibroblastenprotoplasma im Nr.-Präparat feine glänzende farblose Fettröpfchen (Fig. 2 Fbl.). Ferner trifft man, besonders beim Kaninchen, in der Umgebung des Kernes (Fig. 1 Fbl.) mitunter auch dunkler oder heller rotgefärbte oder zumteil auch farblose Granula von verschiedener Grösse. Je länger das Nr. wirkt, desto deutlicher färben sie sich, sie sind aber immer nur in sehr spärlicher Menge vorhanden. Das Auftreten roter Körner in Bindegewebszellen bei supravitaler Nr.-Färbung lässt gewiss nicht auf eine besondere spezifische Natur dieser Granula schliessen, obwohl sie sicher kein Artefact vorstellen. Arnold (2—5) hat z. B. in allen möglichen Zellen und u. a. auch in Fibroblasten dabei Granulafunde gemacht. Es ist aber unzweifelhaft, wie es auch die fixierten Präparate beweisen, dass beim Kaninchen in den Fibroblasten (besonders allerdings in denen des Netzes, vergl. 25, S. 30) Granula auf-

treten können, die durchaus den Clasmatocytenkörnchen entsprechen. Man wird hier vielleicht an eine Substanzübergabe denken können.

Äusserst typisch ist der Kern der Fibroblasten an den Nr.-Präparaten. Gross, oval, platt, bleibt er gewöhnlich auch bei langer Nr.-Wirkung, wenn schon die meisten anderen Kerne, z. B. die der Clasmatocyten, deutlich gefärbt sind, blass und beinahe farblos. Seine Konturen sind stets ganz glatt, sehr zart und im Innern bemerkt man mehrere deutliche glänzende Nucleolen und eine äusserst feine blasse Körnelung.

Es ist klar, dass die platten dünnen Fibroblasten im frischen Nr.-Präparat bei Profilansicht ganz anders aussehen müssen; sie erscheinen dann als spindelförmige Elemente und können leicht mit den ruhenden Wanderzellen, den Clasmatocyten, verwechselt werden. Ebenso verlieren sie ihr typisches Aussehen unter mechanischen Einflüssen, z. B. wenn das Präparat fleissig zerzupft worden war; sie färben sich dann auch viel rascher und machen überhaupt den Eindruck stark geschädigter Zellen.

Nicht minder typisch gestaltet sich das Aussehen der Fibroblasten auch an den auf verschiedene Weise fixierten Schnittpräparaten. Meinen früheren Beschreibungen (25, S. 23) habe ich nicht viel hinzuzufügen. Da am Schnittpräparat der Zelleib den collagenen Bündeln eng anliegt, sind seine Grenzen hier viel schwieriger zu bestimmen. Man sieht (Taf. 34 und 35, Fig. 5 – 19, Fbl.) gewöhnlich nur in der Umgebung des Kernes einen grösseren oder kleineren Hof von fein reticulärem Protoplasma, welches nach aussen allmählich abblasst und unsichtbar wird. Seltener sieht man hier oder da (Fig. 12 und 18, Fbl.) an einer Stelle den bogenförmigen Rand des Zelleibes. Der meist ovale, selten rundliche, manchmal (Fig. 16 und 17, Fbl.) an den Enden der langen Axe etwas spitze Kern erscheint fast stets glatt und fein konturiert; selten finden sich ein paar linienförmige Falten an der Kernmembran. Im Innern enthält er regelmässig verteilte feinste staubförmige Chromatinpartikelchen und einige deutliche, oft eckige Nukleolen in der Mitte; seltener sind auch am Rande, an der Membran grössere Chromatinteilchen vorhanden.

Wenn die Form des Fibroblastenkernes von der beschriebenen typischen etwas abweicht, so hängt das in einigen sehr seltenen

Fällen von amitosenähnlichen Veränderungen ab; man bemerkt dann leichte Einkerbungen, seltener tiefe Einschnürungen der Membran, die jedenfalls nicht zu einer wirklichen Kernteilung zu führen brauchen, wie es z. B. Loewenthal (22) meint; Erscheinungen der echten Amitose, wie sie dieser Forscher an Bindegewebszellen bei erwachsenen Tieren beschreibt, habe ich nicht gesehen. Oder, was häufiger geschieht, wird der Kern (Fig. 5 und 13, Fbl'.) durch besonders eng anliegende collagene oder dicke elastische Fasern deformiert, indem er dann auf der einen Seite eine helle rinnenförmige Vertiefung erhält.

Neben dem Kern sieht man im retikulären Protoplasma an Eh.-Präparaten (Taf. 35, Fig. 12—19) stets die Centrosomen, manchmal von einem kleinen hellen Hof umgeben — ein typisches Körnerpaar.

Wenn das Protoplasma während des Lebens die schon oben erwähnten Fetttröpfchen enthielt, sieht es an fixierten Präparaten (Fig. 12 Fbl.) vakuolisiert aus. Von distinkten Körnchen fehlt an fixierten Präparaten meistens jede Spur. Nur beim Kaninchen findet man, wie schon erwähnt, im Protoplasma manchmal Clasmatocytenkörnchen, die nach Eh. schwarz, nach Mbl. grünlichblau gefärbt erscheinen.

Was die Lagerung und Verteilung der Fibroblasten im lockeren Bindegewebe anbetrifft, so ist bloss noch zu erwähnen, dass sie oft (Fig. 18 Fbl.) gruppenweise zusammen liegen. Man sieht dann einen Haufen Fibroblastenkerne, ohne dass die einzelnen Zelleiber zu unterscheiden wären. Im übrigen gibt es natürlich in dieser Beziehung grosse Unterschiede je nach dem, wo man das Bindegewebe im Tierkörper untersucht.

Die ganze angeführte Beschreibung passt vor allem für die Fibroblasten des fett- und gefässarmen lockeren intermuskulären Bindegewebes; in anders beschaffenen Körperstellen erhalten die Fibroblasten natürlicherweise auch ein abweichendes äusseres Aussehen, ohne deswegen ihre Grundeigenschaften einzubüssen. Man bemerkt das schon im lockeren Bindegewebe selbst, in der Nähe der Gefässe und der Fettläppchen. Die Kapillaren werden stets von spärlichen, ihrem Lauf speziell angepassten, länglichen, mehr spindelförmigen Fibroblasten begleitet; die zwischen den Fettzellen liegenden sind auch kleiner und haben eine gedrungenere Gestalt, schmälere und dickere Ausläufer. Dort, wo das Binde-

gewebe sich verdichtet, also z. B. beim Übergang des subkutanen Bindegewebes in das Cutisgewebe sieht man auch, wie die Fibroblasten ganz bedeutend kleiner werden und zwischen den derben und dichten Collagenbündeln sehr unregelmässige, eckige Formen annehmen, was sich auch zumteil auf die Kerne bezieht. An solchen Stellen sind die Fibroblasten selbstverständlich von den anderen Zellformen, speziell den ruhenden Wanderzellen, viel schwieriger zu unterscheiden. In den serösen Membranen, im Netz und Mesenterium, sehen die Fibroblasten ebenfalls etwas anders aus. als es oben beschrieben wurde. Sie behalten hier in bedeutenderem Maasse ihren embryonalen Charakter [1]) — spindelförmige oder sternförmige Gestalt, schmale aber dickere, spitz endigende Ausläufer. Deswegen sind sie hier den ruhenden Wanderzellen ähnlicher, als anderswo.

Schon das beschriebene typische Aussehen der Fibroblasten bei den erwachsenen Säugetieren lässt darauf schliessen, dass es verhältnismässig hoch differenzierte Zellen sein müssen, deren Hauptfunktion eben in der Ausarbeitung der faserigen Zwischensubstanz besteht. Wenn man ihre Schicksale in dem sich entwickelndem Organismus von den frühesten Embryonalstadien bis zum erwachsenen Zustande verfolgt, konstatiert man, dass sie sich schon sehr frühzeitig vom übrigen Mesenchym abspalten und fortan eine Zellart sui generis bilden, die mit der Zeit vielleicht ganz und gar die Fähigkeit verliert, in den embryonalen indifferenten Zustand zurückzukehren. Meine pathologischen Untersuchungen (25—28) über die entzündliche Neubildung von Bindegewebe haben jedenfalls auch gezeigt, dass die typischen Fibroblasten im erwachsenen Organismus der Säugetiere unter allen Umständen spezifisch differenzierte Zellen bleiben und sogar bei Wirkung entzündlicher Reize sich nur ganz vorübergehend abrunden und niemals im wirklichen Sinne des Wortes amöboid werden. Selbst bei intensiver Wucherung behält die junge Zellenbrut ihre spezielle Diffe-

[1]) Bei ganz jungen Tieren, z. B. neugeborenen Hündchen, haben die Fibroblasten im intermuskulären Gewebe ein anderes Aussehen, als beim erwachsenen Tier. Sie stellen hier noch protoplasmareiche, meist spindelförmige Elemente mit dicken, spitz endigenden Auswüchsen vor. Die Grenzen des Zelleibes sind sehr scharf, die faserige Zwischensubstanz noch zart und spärlich und die relative Fibroblastenzahl erscheint daher bedeutend grösser, als später..



renzierung bei und sofort nach Ablauf der Mitose erhalten die Zellen ihr typisches Aussehen mit den dünnen, platten, fixen Ausläufern wieder.

Bei mässigem entzündlichen Reize, wie er am besten durch Einführung blander Fremdkörper (Celloidinkammern) in das intermuskuläre Bindegewebe erreicht wird, treten in den ersten Stunden des entzündlichen Prozesses die morphologischen Unterschiede zwischen den Fibroblasten und den anderen Zellformen, vor allem den ruhenden Wanderzellen, sogar besonders deutlich hervor. Auf der Zeichnung Fig. 15 (Taf. 35) ist ein Fibroblast (Fbl.) vom Meerschweinchen dargestellt, aus der Umgebung einer vor 19 Stunden eingeführten aseptischen Celloidinkammer. Man sieht, wie sich der Zelleib mit den schaufel- und segelförmigen Ausläufern von den durch das Oedem auseinandergeschobenen kollagenen Bündeln abgehoben hat. Seine Grenzen sind sehr deutlich geworden und das augenscheinlich contrahierte Protoplasma färbt sich dunkler. Bald darauf würde die Zelle auch zu wuchern anfangen und doch ist es unmöglich, sie mit den anderen Zellarten zu verwechseln.

Wie ich es in meinen früheren Arbeiten auseinandergesetzt habe, gelingt es auch in dem ganzen späteren Verlauf der Entzündung nicht, Beweise für die Verwandlung der Fibroblasten in echte amöboide „histiogene“ Wanderzellen zu finden. Die bei akuter Eiterung (28) hin und wieder vorkommenden Fibroblasten, die ihre Ausläufer eingezogen haben und Wanderzellen vortäuschen, können auch nicht dafür sprechen. Die im entzündeten Gewebe massenhaft auftretenden polymorphen Wanderzellen, die Polyblasten, entstehen also nicht aus Fibroblasten; ebensowenig können im speziellen auch die Unna'schen Plasmazellen als Resultat einer wenn auch noch so intensiven Fibroblastenwucherung jemals entstehen.

4. Mastzellen.

Die zweite, nicht minder typische Zellform des lockeren Bindegewebes sind die Mastzellen.

Unter einer Mastzelle verstehen wir seit den Arbeiten Ehrlichs, welcher diesen Begriff zuerst einführte und seines Schülers Westphal (46), der die neu entdeckten Elemente ausführlicher beschrieb, eine Zelle, in deren Protoplasma als

konstante und spezifische Einschlüsse besondere Körnchen vorhanden sind, die sich mit verschiedenen basischen Anilinfarben färben und dabei eine metachromatische Nuance annehmen. Schon Ehrlich und Westphal haben Mastzellen sowohl im Bindegewebe der verschiedensten Organe, als auch im Blut gefunden. Auch jetzt unterscheidet man bekanntlich ebenfalls allgemein Mastzellen des Bindegewebes und Mastzellen des Blutes. Die letzteren stellen eine besondere Art der granulierten Leukocyten vor.

Wie ich es in einer früheren Arbeit (27) schon erwähnt habe, sind unsere Kenntnisse von dem Ursprung der Mastzellen ganz ungenügend. Während Ehrlich, Westphal, Calleja, Marchand die im Bindegewebe vorhandenen Mastzellen als in besonderer Weise veränderte Bindegewebszellen ansehen, pflichten wieder andere Autoren mehr oder weniger bestimmt der Anschauung bei, nach welcher die Mastzellen des Bindegewebes hämatogenen Ursprungs sein könnten (Leredde, Gulland 10 u. a.) Ganz unaufgeklärt bleiben bis jetzt die Verhältnisse der Mastzellen des Bindegewebes und des Blutes zueinander.

Wenn man die verschiedenen Arbeiten über Mastzellen liest, die meist mittelst sehr verschiedener Methoden und an verschiedenen Tieren gemacht worden sind, tritt sofort die grosse Mannigfaltigkeit der Angaben hervor. Während sie bei den einen Tieren (Kaninchen) vollständig fehlen sollen, sind sie bei anderen wieder äusserst zahlreich; während die einen Autoren sie in ihren Präparaten stets ohne jede Mühe als eine distinkte, scharf differenzierte Zellart darzustellen vermochten, sahen sich andere wieder genötigt (Schreiber und Neumann 41), sie mit den Clasmatocyten zu identifizieren.

Es ist klar, dass die genannten Umstände erstens davon abhängen können, dass die Mastzellen des Bindegewebes und des Blutes bei verschiedenen Tieren entsprechende Besonderheiten vorstellen und zweitens davon, dass diese Elemente schwierig zu konservieren sind und eine besondere Technik erfordern. Wie wir gleich sehen werden, trifft beides wirklich zu.

Es hat sich bald herausgestellt (Michaelis, Wolff), dass die Substanz der Mastzellenkörner in Wasser löslich ist, allerdings in den einen Fällen mehr, in den anderen weniger. Daraus folgt also vor allem, dass man Wasser und wässerige Lösungen

jeder Art sorgfältig vermeiden muss, wenn man das Vorhandensein oder das Fehlen von Mastzellen mit Bestimmtheit nachweisen will. Diesem Zweck genügt die oben erwähnte Methode — A-Fixierung und Färbung mit alkoholischer Thioninlösung — vollkommen.

Wir wollen jetzt untersuchen, wie sich die Mastzellen des Bindegewebes bei verschiedenen Tieren und bei der von mir angewandten Methodik unter dem Mikroskop präsentieren und ob es möglich ist, sie bei all den untersuchten Tieren vorzufinden und als eine besondere, typische Zellart zu präzisieren.

Schon an frischen mit Nr. supravital gefärbten Präparaten sind die Mastzellen des Bindegewebes sofort zu erkennen (Taf. 33, Fig. 2—4, Mz.). Eine Ausnahme bildet hier das Kaninchen, bei welchem es mir an Nr.-Präparaten niemals gelingen wollte, Mastzellen zu finden — wir werden weiter unten sehen, wodurch dieser Umstand hier zu erklären ist. Bei allen übrigen Tieren sind sie vorhanden, obwohl sie natürlich nicht in jedem Nr.-Präparat gleich zahlreich und regelmässig verteilt erscheinen. Ihre Haupteigenschaften sind stets dieselben.

Sie liegen einzeln oder gruppenweise zwischen den auseinandergeschobenen kollagenen Bündeln. Auch am frischen Präparat kann man bereits konstatieren, dass sie sich besonders in der Umgebung der Gefässe und Fettläppchen ansammeln. Von den anderen Zellarten unterscheiden sie sich auf den ersten Blick durch die rasch und leicht eintretende Färbung ihrer Granula mit Neutralrot. Diese Eigenschaft der Mastzellenkörner, die ja auch notwendig erwartet werden muss, da Nr ein basischer Farbstoff ist, ist bereits von einigen Autoren notiert worden, z. B. von Arnold (5) für die Bindegewebsmastzellen, von Rosin und Bibergeil (40) für die Mastleukocyten. Gleich nach Anfertigung des Präparates sieht man, dass in einigen Mastzellen die Körner noch beinahe farblos sind; in anderen, den meisten, ist schon die Färbung eingetreten und mehr oder weniger deutlich. Sehr bald, in einigen Minuten, erreicht sie überall ihr Maximum, die Granula werden in allen vorhandenen Mastzellen intensiv rot und so bleibt es auch bis zum Eintreten der Zerfallserscheinungen.

Ebenso, wie Arnold (5), habe auch ich (allerdings nicht mit Mbl., sondern mit Nr.) die Metachromasie der Färbung im

frischen Präparat durchaus nicht immer deutlich gefunden — in den einen Fällen hatten die Granula wohl einen deutlichen orangefarbenen Ton, in den anderen waren sie aber rein rot. Zur Vereinfachung der Reproduktion der Zeichnungen habe ich natürlich in denselben alle Mastzellengranula einfach rot dargestellt.

Obwohl, wie wir sehen werden, auch in anderen Zellarten, speziell den ruhenden Wanderzellen (Clasmatocyten) färbbare Granula auftreten, stösst die Bestimmung der Mastzellen im Nr.-Präparat doch niemals auf Schwierigkeiten. Im Gegensatz zu den anderen Zellen erscheint ihr Zelleib stets durch und durch mit dicht gedrängten Körnern erfüllt. Ausserdem sind die letzteren, wie man sich ganz leicht am frischen Präparat überzeugen kann, fast immer alle von ungefähr gleicher Grösse. Es ist also wohl sicher, dass die weiter unten beschriebenen bedeutenden Unregelmässigkeiten der Körner an fixierten Präparaten meistens Artefacte vorstellen.

Der Kern der mit Nr. gefärbten Mastzellen (Fig. 2—4, Mz.) sieht ebenfalls überaus charakteristisch aus — er stellt einen runden oder ovalen hellen Fleck in der Mitte des Zelleibes vor. Seine Konturen sind von den roten Körnern verdeckt. Eine innere Struktur ist kaum zu bemerken — höchstens gewahrt man hier oder da ein paar verschwommene Fäden oder nukleolenähnliche Körper. Der Kern bleibt immer blass und färbt sich auch dann nicht stärker, wenn die Zelle schon sicher tot ist und die Kerne in anderen Zellen eine starke rote Färbung aufweisen.

Im speziellen bieten die Mastzellen des Bindegewebes bei den verschiedenen Tieren auch bei der supravitalen Nr.-Färbung gewisse Unterschiede dar, die aber alle nur von sekundärer Bedeutung sind und sich hauptsächlich auf die äussere Form beziehen.

Beim Meerschweinchen (Fig. 4 Mz.) sind sie verhältnismässig klein und besitzen eine unregelmässige äussere Form. Gar nicht selten sind sehr kleine, runde oder ovale Zellen mit exzentrischem Kern, dem dann das granulahaltige Protoplasma einseitig anzuliegen scheint. Sehr häufig sind langgestreckte, spindelähnliche Formen, deren Enden aber im Gegensatz zu den Clasmatocyten stets sanft abgerundet erscheinen; hier ist auch der Kern in die

Länge gezogen. Am häufigsten findet man unregelmässig polygonale eckige Formen — die Ecken sind ebenfalls stets abgerundet. Die Körnchen sind ganz gleichmässig und sehr fein.

Bei der Katze (Fig. 2 Mz.) und dem Hund haben die Mastzellen auch meistens eine unregelmässige polygonale Gestalt und sind im ganzen den Mastzellen des Meerschweinchens sehr ähnlich.

In den zahlreichen, schönen und grossen, in Gruppen angesammelten Mastzellen der Maus und der Ratte (Fig. 3 Mz.) erscheint im Nr.-Präparat das ganze Protoplasma von groben tiefroten Körnern aufs dichteste erfüllt. Der Zelleib hat hier eine meist ziemlich regelmässige kugelige Form, die durch den gegenseitigen Druck der einzelnen Zellen gewöhnlich in eine polyedrische verwandelt wird; wenn dann die Mastzellen einer Gruppe durch die Farblösung auseinandergeschoben sind, sieht man sehr gut die entsprechenden einander zugekehrten ehemaligen Berührungsflächen. Die Körnung ist sehr grob, die einzelnen Granula sind meistens regelmässig kugelförmig und alle von beinahe gleicher Grösse. Nur selten (Mz'.) sieht man Mastzellen, die sich wahrscheinlich in einem besonderen Funktions- oder Degenerationszustande befinden und deren Körnung zu grossen, unregelmässig scholligen Massen verklumpt erscheint.

An fixierten Präparaten bemerkt man viel grössere Verschiedenheiten zwischen den Mastzellen der einzelnen Tierarten. Es muss dies hauptsächlich davon abhängen, dass die Substanz der Granula, über deren Natur wir nichts wissen, im Grunde zwar immer dieselbe ist, aber doch verschiedene chemische und physikalische Eigenschaften je nach der Tierart besitzt. Vor allem ist die Wasserlöslichkeit sehr ungleich.

Sehr wichtig ist es, die Mastzellenfrage beim Kaninchen zu lösen, welches in dieser Beziehung eine besondere Stellung einnimmt. Es haben nämlich bekanntlich beim Kaninchen die meisten Autoren, u. a. schon Westphal (46), dann Ranvier (36), endlich ich selbst[1]) und in der letzten Zeit auch noch Schwarz (44) das Vorhandensein echter Mastzellen im Binde-

---

[1]) A. Maximow. Über Clasmatocyten und Mastzellen. Centralbl. f. allg. Path. und path. Anat. Bd. 14, 1903.



gewebe ganz in Abrede gestellt.[1] Schreiber und Neumann (41) und Schreiber (42, 43) haben nun daraus einen sehr folgenschweren Schluss gezogen: da sie beim Kaninchen auch keine echten Mastzellen finden konnten, andererseits aber die von Ranvier (36) hier zuerst genauer beschriebenen Clasmatocyten eine besondere eigenartige Körnung führen, die sich mit basischen Farben, wenn auch nicht metachromatisch, tingiert, haben sie die Clasmatocyten des Kaninchens ohne weiteres mit den Mastzellen identifiziert. Sie behaupten, die Ranvier'schen Clasmatocyten des Kaninchennetzes wären nichts anderes, als Mastzellen, nur etwas eigentümlicher Art und bei Kaninchen französisch-belgischer Rasse könne man sogar eine ganz deutliche metachromatische Färbung ihrer Körner erzielen. Diesen Schluss dehnen sie dann auch auf alle übrigen Tierarten aus — sie finden auch sonst überall, z. B. im Netz der Ratte, ausser den Fibroblasten nur eine einzige andere Zellart — die Mastzellen.

Diese Schlussfolgerung von Schreiber und Neumann ist wichtig, denn sie scheint bei vielen Autoren Anklang gefunden zu haben. Von den späteren Autoren haben sich dieser Anschauung z. B. Pappenheim (32, S. 165, 33, S. 268, 271 u. ff.) und ferner zumteil auch Schwarz (44) angeschlossen. Der letztere Forscher findet beim Kaninchen im Netz keine Zellen mit metachromatisch reagierenden Körnern und beschreibt hier andererseits die Ranvier'schen Clasmatocyten richtig als eine ganz besondere Zellart; er stellt sich also dadurch eigentlich der Behauptung von Schreiber und Neumann über die Identität der Mastzellen und Clasmatocyten beim Kaninchen entgegen; nach ihm sollen bei diesem Tier die Mastzellen überhaupt fehlen. Aber er behauptet, in Übereinstimmung mit Schreiber und Neumann, dass bei der Ratte die Ranvier'schen Clasmatocyten nichts anderes seien, als gewöhnliche Mastzellen und so beschuldigt er Ranvier eines

[1]) Das, was Gulland (10) als Mastzellen im Mesenterium eines erwachsenen Kaninchens abbildet, scheinen mir höchstens hämatogene Mastzellen, also emigrierte Mastleukocyten (siehe weiter unten) zu sein. Da aber die Granula dieser Zellen nach Mbl. auch noch grün dargestellt sind (seine Taf. VI, Fig. 24—27), möchte ich die Vermutung äussern, dass es sich hier vielleicht um eine Verwechselung mit eosinophilen Leukocyten handelte. Denn grün färben sich nach Mbl. Mastzellengranula niemals und ausserdem wären sie ja beim Kaninchen durch die wässerige Mbl.-Lösung sicher aufgelöst worden.

doppelten Irrtums; erstens soll dieser letztere bei einigen Tieren (der Ratte) die Mastzellen als solche nicht erkannt haben, andererseits soll er die beim Kaninchen auftretenden Zellarten (siehe weiter unten im Abschnitt über die ruhenden Wanderzellen) unrichtigerweise mit seinen anderen Clasmatocyten resp. Mastzellen identifiziert haben. Wie wir gleich sehen werden, ist Schwarz mit dieser Beschuldigung Ranviers im Unrecht.

Die Verhältnisse beim Kaninchen müssen also, wie man sieht, sehr wichtig sein für die Entscheidung der Mastzellenfrage überhaupt — ebenso wie für die Clasmatocytenfrage. Es muss vor allem entschieden werden: gibt es beim Kaninchen im Bindegewebe wirkliche echte Mastzellen, wie bei den übrigen Tieren, ausser den Ranvierschen Clasmatocyten, die Schreiber und Neumann für Mastzellen erklären, oder nicht?

Wie gesagt, habe ich beim Kaninchen Mastzellen in frischen Nr.-Präparaten nicht gefunden. An allen Präparaten, die in dieser oder jener Weise bei Fixierung oder Färbung mit Wasser und wässerigen Lösungen in Berührung kamen, habe ich sie auch stets vollständig vermisst. Sobald man aber in der oben angeführten Weise A.-Präparate mit Th. färbt, bekommt man gleich andere, positive Resultate.

An tangentialen Schnitten durch die Bauchwand findet man dann im lockeren Bindegewebe ganz unzweifelhafte, typische Mastzellen. Es ist sicher, dass sie bis jetzt noch nicht gesehen worden sind, denn sonst wäre ja die Möglichkeit einer Identifizierung der Mastzellen mit den Clasmatocyten beim Kaninchen von vornherein ganz ausgeschlossen.

Zahlreich sind die Mastzellen des Bindegewebes beim Kaninchen allerdings nicht. Man findet sie in der Bauchwand besonders in der oberflächlichen Schicht der Cutis, in der Nähe der Epidermis und der Haarbälge. Hier liegen sie oft sogar in kleinen Gruppen beisammen (Taf. 34, Fig. 6, Mz.). Im Unterhautzellgewebe findet man sie stets, aber nur und ausschliesslich in der Adventitia der Arterien und Venen von mittlerer Grösse (Fig. 5, Mz.). Sehr spärlich sind sie in der Adventitia der Gefässe im intermusculären Bindegewebe und ganz vereinzelt findet man sie an den Gefässen in den Muskelschichten selbst.

Die Mastzellen des Kaninchens sind verhältnismässig klein, von sehr unregelmässiger Form. In der Cutis (Fig. 6, Mz.) sind

sie meistens polygonal oder rundlich; in der Gefässadventitia erscheinen sie mehr oder weniger in die Länge gezogen, spindelförmig (Fig. 5, Mz.); der Zelleib ist dicht erfüllt mit feinen Körnchen, die die metachromatische Reaktion geben. In den oberflächlichen Schichten des Präparats, wo das Gewebe rasch durchfixiert wurde, sind sie distinkt und intensiv gefärbt (Fig. 6, Mz.). In den tieferen Schichten findet man hingegen oft eine partielle Quellung der Körner — sie erscheinen dann im optischen Durchschnitt als blasse rosafarbene Ringe (Fig. 5, Mz.). Die Substanz der Körner ist also beim Kaninchen augenscheinlich äusserst leicht in Wasser löslich und sehr leicht veränderlich. Durch diese Zartheit der Kaninchenmastzellen ist es auch zu erklären, dass sie so schwierig nachzuweisen sind.

In der Umgebung des Zellkörpers findet man nicht selten (Fig. 6, Mz.) Zerstreuung der Körnchen im Gewebe. Die ausserhalb der Zellen liegenden Körnchen sind dabei meist grösser, als die innerhalb des Protoplasmas gebliebenen. Die bekannten pericellulären Höfe sind hingegen nach A.-Fixierung und Th.-Färbung, ebenso wie bei allen übrigen Tieren, niemals zu bemerken.

Sehr eigentümlich ist der Kern; er ist rundlich oder oval, manchmal sieht er wie geschrumpft aus. Distinkte Chromatinteilchen kann man in ihm kaum unterscheiden. Was ihn aber besonders auszeichnet, ist das Vorhandensein von gröberen oder feineren Partikelchen in seinem Innern, die eine ganz deutliche metachromatische, rotviolette Färbung annehmen. Auch der Grundton des ganzen Kernes ist nicht rein blau, wie bei den übrigen Zellen, sondern hat einen deutlichen Stich ins Violette (Fig. 5 u. 6, Mz.).

Es könnte hier also auf Grund solcher Befunde gewissermassen eine Ausarbeitung der Granulasubstanz im Kern selbst angenommen werden, mit nachfolgender Ausscheidung ins Protoplasma. Doch muss man bei der so grossen Veränderlichkeit der Zellen vorsichtig sein, da es sich einfach um ein Artefact handeln könnte, zumal an frischen Nr.-Präparaten (in den Mastzellen der anderen Tiere findet man dieselbe Erscheinung) die Mastzellenkerne stets blass bleiben. Die beschriebene Tatsache findet sich bereits bei Ehrlich und Lazarus (9, S. 91 u. 92) erwähnt; sie nehmen eine Auflösung der Granulation innerhalb des Zelleibes an, mit nachfolgender Diffusion in den Kern hinein.

Wie die Bindegewebsmastzellen des Kaninchens an anders bearbeiteten Präparaten aussehen, kann ich nicht sagen, denn sie sind so spärlich und klein, dass man sie dort, ohne die typische Granulafärbung, von den gewöhnlichen runden Wanderzellen und den kleineren Clasmatocyten nicht unterscheiden kann. Ihre Spärlichkeit und ihre Lokalisation ausschliesslich in der Cutis und in der Adventitia der grösseren Gefässe bringt es auch mit sich, dass man sie, wie gesagt, in den frischen Nr.-Präparaten, wo nur die zartesten, gefässlosen Bindegewebsabschnitte zur Untersuchung gelangen, immer vermisst.

Aus der weiter unten angeführten Beschreibung wird es klar sein, dass die Bindegewebsmastzellen des Kaninchens mit den von Ranvier bei demselben Tier getundenen Clasmatocyten nicht die entfernteste Ähnlichkeit haben. Wie wir sehen, ist also die Existenz von echten histiogenen Mastzellen, als einer spezifischen, typischen Zellart, ebenso, wie bei anderen Tieren, auch beim Kaninchen bewiesen.

Was die Verbreitung der beschriebenen Mastzellen des Bindegewebes beim Kaninchen in anderen Organen betrifft, so ist es bei ihrer Spärlichkeit sehr schwierig, bestimmte Angaben darüber zu machen. In der Adventitia der grösseren Arterien und Venen werden sie wohl überall im lockeren Bindegewebe vorhanden sein, ebenso wie in der Bauchwand. Aber in den serösen Häuten, im Netz und im Mesenterium habe ich z. B. trotz eifrigen Suchens doch kein einziges Exemplar finden können. Ebenso vermisse ich sie in der Milz, den Lymphdrüsen, dem Knochenmark und ferner im interstitiellen Gewebe verschiedener Drüsen. Im Darm finden sich beim Kaninchen, besonders im Ileum, sehr grosse Mengen von Mastzellen; sie scheinen mir hier aber zum allergrössten Teil den hämatogenen Mastzellen, also den Mastleukocyten anzugehören. Über diese hämatogenen Mastzellen, die beim Kaninchen eine besonders wichtige Rolle spielen, werde ich weiter unten besonders berichten.

Beim Meerschweinchen und beim Igel sehen die Mastzellen des Bindegewebes an fixierten Bauchwandpräparaten einander ziemlich ähnlich aus und sind hier unvergleichlich viel zahlreicher, als beim Kaninchen, besonders beim Igel. Man findet sie überall im lockeren Bindegewebe der Subcutis und zwischen den Muskeln einzeln zerstreut. Vor allem sind von ihnen die Adventitia der

Gefässe, die Fettläppchen und das derbe Bindegewebe des Coriums bevölkert. Ihre Grösse und Form schwanken bedeutend. Im lockeren Bindegewebe sind es meist grössere, runde oder platte, polygonale Gebilde. In der Adventitia der Gefässe sind es z. T. ganz kleine, ovale, z. T. wieder lange, spindelförmige Elemente. Sehr polymorph sind sie im Corium — sie stellen hier oft Zellen mit mehreren langen, in verschiedenen Richtungen verlaufenden Fortsätzen vor. Denselben Polymorphismus bemerken wir unter anderem speziell auch im Netz und Mesenterium, besonders beim Igel; die Mastzellenformen, die man hier in sehr grosser Anzahl trifft, lassen unwillkürlich den Gedanken von der amöboiden Bewegung entstehen.

Die spezifischen Granula sind nicht so leicht veränderlich und so leicht im Wasser löslich, wie beim Kaninchen und dementsprechend gelingt der Nachweis der Mastzellen auch an Z.Mbl.- oder ZF.Mbl.-Präparaten. Aber auch beim Meerschweinchen findet man an Z.Mbl.-Präparaten in den meisten Mastzellen immer nur einen geringen Rest der Körnung — das ganze Protoplasma erscheint ungleichmässig blassrosa gefärbt und fleckig und distinkte rotviolette Granula sind bloss vereinzelt zu finden. Beim Igel sind an denselben Präparaten die Granula in der Mehrzahl der Fälle besser erhalten — sie sind aber auch von verschiedener Grösse, nicht immer regelmässig, sondern z. T. gequollen und verklumpt. An A. Th.-Präparaten sieht man hingegen stets bei beiden Tieren in den Mastzellen ganz distinkte, kugelrunde Granula. Beim Meerschweinchen sind sie fein, nahezu alle von derselben Grösse und erfüllen den Zelleib aufs dichteste, sodass der Kern mitunter z. T. verdeckt erscheint. Beim Igel sind sie spärlicher vorhanden, sodass der Kern immer deutlich hervortritt und haben eine verschiedene Grösse; die grössten Granula liegen in der Umgebung des Kernes.

Der Kern ist von etwas verschiedener Grösse, die sich nach dem Umfang des Zelleibes richtet; seine äussere Form ist rund oder oval. Er hat an Z. Mbl.-Präparaten ein ähnliches Ausseheh, wie ein gewöhnlicher Clasmatocytenkern — er enthält ziemlich viel Chromatin in Form von groben Körnern, keine sichtbaren Nucleolen. In den kleinsten Mastzellen kann er sogar einen dunklen, lymphocytenähnlichen Charakter besitzen. An A.-Th.-Präparaten sieht man, besonders beim Meerschweinchen, dieselbe

Erscheinung, wie sie oben für die Mastzellen des Kaninchens beschrieben wurde, nur schwächer ausgeprägt — der Kern ist mehr oder weniger deutlich diffus rotviolett gefärbt. Distinkte rotviolette Körner findet man aber in ihm hier nicht.

An Z.Eh.-Präparaten sind die Mastzellen des Meerschweinchens und Igels nur in den seltensten Fällen genau zu definieren. Sie gleichen hier eben ganz und gar den gewöhnlichen kleinen amöboiden Wanderzellen oder den kleineren Clasmatocyten und die paar grauen oder schwarzen Körner im Zelleibe ermöglichen keine sichere Entscheidung. Der Kern ist dabei gewöhnlich ziemlich dunkel.

Über die Verbreitung der beschriebenen histiogenen Mastzellen in den verschiedenen Organen der beiden genannten Tiere kann ich vorläufig keine genaueren Angaben machen. Sie scheinen überall im Bindegewebe ziemlich zahlreich zu sein. Ich habe sie in vereinzelten Exemplaren, z. B. beim Igel, (neben hämatogenen), auch in der Milz und sogar im Knochenmark, ferner in grösserer Anzahl in den Marksinus der Lymphdrüsen gefunden.

Bei den beiden von mir untersuchten Raubtieren finden sich im Bindegewebe der Bauchwand ebenfalls zahlreiche typische Mastzellen. Beim Hund sind sie im allgemeinen kleiner, als bei der Katze, und die kleinsten Exemplare findet man immer in den dichteren Bindegewebspartien, wie z. B. im Corium oder in der Adventitia der grösseren Gefässe. Hier sind es kleine, rundliche, ovale oder polygonale, meist dreieckige Zellen, die oft dicht zusammengedrängt in kleinen Gruppen liegen. In den lockeren, gefässarmen Partien des Bindegewebes, unter der Haut und zwischen den Muskeln, sind die Mastzellen einzeln zerstreut, grösser und oft stark polymorph (Fig. 7, Mz.). An A.Th.-Präparaten sind die Granula, wie immer, vorzüglich konserviert, ziemlich fein, alle von gleicher Grösse und rotviolett gefärbt. Beim Hund sind sie sehr zahlreich, sodass sie auch den Kern mitunter verdecken. Bei der Katze hingegen sind sie spärlicher und stellen feinste, staubförmige, scharf gefärbte, gleichmässig in vollkommen farblosem Protoplasma verteilte Körnchen vor, wobei die den Kern unmittelbar umgebende Protoplasmaschicht von ihnen auch ganz frei bleiben kann.

Die Z.-Fixierung konserviert die Granula sehr mangelhaft, besonders beim Hund; hier behält das Protoplasma an Mbl.-

Präparaten oft nur einen leicht rosigen, diffusen Schimmer, ohne distinkte Granula. Auch bei der Katze (Fig. 7, Mz.) lösen sich wahrscheinlich die Granula dabei z. T. auf, sodass auch das intergranuläre Protoplasma einen diffusen, rotvioletten Ton erhält.

Die Kerne der Mastzellen bei Hund und Katze sind etwas verschieden. Beim ersten sind sie meist rundlich, saftig, enthalten ziemlich grobe Chromatinkörnchen und färben sich dunkel, sodass sie eigentlich den Clasmatocytenkernen ähnlich aussehen. Bei der Katze sind sie ziemlich gross, meistens oval, nierenförmig, oft bedeutend in die Länge gezogen und enthalten distinkte, eckige Chromatinteilchen, die weit voneinander liegen, sodass der Kern hell erscheint, da der Kernsaft blass bleibt. In den einen Kernen ist dabei (an A. Th.-Präparaten) die Färbung rein blau, in anderen hat sie einen diffusen, rotvioletten Ton, in den dritten sieht man hier wieder mit äusserster Deutlichkeit dunkle, rotviolette, sehr scharf hervortretende, eckige, runde oder längliche Partikelchen im Innern liegen, die viel grösser sind, als die Granula im Zelleib, aber aus derselben Substanz zu bestehen scheinen. Auch die äussere Oberfläche der Kernmembran erscheint in diesen Fällen gewöhnlich ebenfalls mit einzelnen solchen Partikelchen besetzt.

Im Mesenterium und im Netz von Hund und Katze findet man viele schöne, z. T. sehr polymorphe Mastzellen. Im interstitiellen Bindegewebe verschiedener Drüsen, z. B. der Speicheldrüsen, findet man sie auch immer in wechselnder Menge. Im Darm sind sie, im Stroma der Zotten, zwischen den Drüsen, im Bindegewebe der Mucosa in sehr grossen Mengen vorhanden; ob es hier freilich alles gewöhnliche histiogene Mastzellen sind, möchte ich vorläufig nicht entscheiden. In den Lymphdrüsen finde ich, vornehmlich in der Marksubstanz, auch stets Mastzellen, besonders zahlreich bei der Katze. In der Milz fand ich einzelne sehr spärliche kleine Mastzellen nur beim Hund. Im Knochenmark scheinen histiogene Mastzellen sowohl beim Hund, als auch bei der Katze ganz zu fehlen.

Die höchste Entwicklungsstufe erreichen die histiogenen Mastzellen bei Ratte und Maus. Bei beiden Tieren sehen sie einander sehr ähnlich aus. Sie finden sich in sehr grosser Anzahl überall im Bindegewebe der Bauchwand, sowohl im Corium, als auch im lockeren subkutanen und intermusculären Binde-

gewebe. Meistens sieht man sie kleinere und grössere, aus mehreren, nahe beisammenliegenden Exemplaren bestehende Gruppen bilden; in der Umgebung der Gefässe sind sie meist in langen Reihen angeordnet.

Es sind stets sehr grosse, in der Grundform sphärische Zellen (Fig. 8, Mz.), deren äussere Form durch die sie umgebenden Elemente bedingt erscheint. In den gefässarmen Partien des lockeren Bindegewebes behalten sie, wenn sie einzeln liegen, die annähernd rundliche Form, in den grossen Gruppen, zwischen Fettzellen, in der Adventitia der Gefässe werden sie polygnal oder länglich. Das bezieht sich auch besonders auf die oberen Schichten des Coriums, wo sie von den derben, dichten Collagenbündeln zusammengepresst werden.

Der Zellkörper ist aufs dichteste mit groben, kugelförmigen Körnern erfüllt. An A. Th.-Präparaten, wo die Körnchen tadellos konserviert sind und eine sehr dunkle, rotviolette, fast schwarze Färbung haben, verdecken sie deswegen den Kern beinahe vollständig; er schimmert höchstens nur als kleiner blasser Fleck in der Mitte durch; die ganze Zelle sieht wie ein schwarzer, undurchsichtiger Körnerhaufen aus, in welchem die einzelnen Körner nur am Rande zu unterscheiden sind. Sehr gut werden die Granula auch durch Z. F. konserviert (Fig. 8, Mz.), sie färben sich hier aber heller und der Kern tritt deutlicher als blauer Fleck hervor. Nach ZFEAz. erscheinen die Mastzellen als undurchsichtige Haufen blauvioletter Körner. An Präparaten, die nach Dominici (8) fixiert und mit Mbl. gefärbt wurden, sind sie zumteil sehr gut konserviert; dort jedoch, wo sie bei der unentbehrlichen sorgfältigen Zerzupfung mit Nadeln mechanisch beschädigt wurden, bleiben im Gewebe nur Haufen von frei zerstreuten metachromatischen Körnchen liegen. Diese Tatsache beweist in Verbindung mit den von mir beschriebenen Veränderungen der Mastzellen bei der Entzündung (27), dass ihr Protoplasma äusserst zart und locker ist.

An Z. Mbl.-Präparaten sehen die Granula etwas gequollen und verschwommen aus und nehmen eine sehr schöne, satte, rotviolette Färbung an; bei der Maus sieht man sie dabei oft z. T. miteinander verschmelzen. Sie bleiben aber doch weit besser erhalten, als bei allen übrigen Tieren und müssen hier also viel widerstandsfähiger und viel weniger wasserlöslich sein, besonders

bei der Ratte. An diesen Präparaten kann man sich ferner auch eine Vorstellung von der Form und Struktur des Kernes machen. Er ist kugelig oder oval, enthält mehrere ziemlich grobe und nahe beieinanderliegende Chromatinteilchen und färbt sich immer rein blau. Metachromatisch gefärbte Körner findet man hier nicht.

Wegen der Grösse und des so überaus typischen Aussehens sind die Mastzellen der Maus und der Ratte auch an Eh.-Präparaten sofort zu erkennen (Taf. 35, Fig. 16, Mz.). Der rundliche, regelmässig konturierte Zelleib ist von der faserigen Zwischensubstanz sehr scharf, gewöhnlich durch einen feinen Spaltraum abgegrenzt. Distinkte Granula sind nicht zu sehen — man gewahrt bloss eine verschwommene blassgraue Körnelung und einzelne schwarze Körnchen, die wohl Artefacte sind. Der Kern ist sehr charakteristisch — klein, rundlich oder oval, sehr dunkel, die Oberfläche gewöhnlich gefaltet, wie geschrumpft, im Inneren schwarze grobe Chromatinteilchen — man bekommt den Eindruck der Pyknose. Dicht neben dem Kern, an seiner Oberfläche, sieht man im Protoplasma ein Paar von typischen Centrosomen — natürlich nur bei günstiger Lage der Zelle.

Während sich an den A. Th.-Präparaten kein Austreten der Mastzellenkörnung aus dem Protoplasma beobachten lässt, sieht man, wie ich es auch schon früher beschrieben habe (27), an Z. Mbl.-Präparaten sehr oft an der Peripherie der Zellen einzelne Granula ans dem Protoplasma heraustreten oder auch kleine Blasen mit körniger, metachromatisch gefärbter Wand erscheinen.

Im Mesenterium und Netz von Ratte und Maus sind die beschriebenen Mastzellen sehr reichlich vorhanden. Ferner zeichnen sich die genannten Tiere auch noch dadurch aus, dass ihre Peritonealflüssigkeit, wie es schon Ranvier (35), Jolly (16), Kanthak und Hardy (21), Gulland (10), Sabrazès u. a. beschrieben haben, ebenfalls ausserordentlich reich an Mastzellen ist. Dieselben gleichen hier in ihrem Aussehen vollkommen den beschriebenen histiogenen Mastzellen im Bindegewebe und besitzen eine ganz regelmässige, kugelrunde Form. In einer Beziehung unterscheiden sie sich aber doch — sie sind hier nämlich von sehr verschiedener Grösse: ausser den typischen grossen Exemplaren sieht man alle Übergänge zu kleinen, kaum die Grösse eines Lymphocyten überschreitenden Formen. Die von Kanthak und Hardy und Jolly erwähnten kleinen Formen mit eben erst beginnender

Granulabildung habe ich jedoch nicht gesehen — in meinen Präparaten sind auch die kleinsten Mastzellen der Peritonealflüssigkeit nach A. Th. ebenso granulareich und deswegen undurchsichtig schwarzviolett, wie die grossen Zellen.

Im interstitiellen Gewebe verschiedener Organe, z B. der Speicheldrüsen, habe ich stets zahlreiche Mastzellen gefunden. In den Lymphdrüsen sind sie in beträchtlicher Anzahl in den Marksinus vorhanden, in der Milz habe ich bloss ganz vereinzelte, sehr kleine, und nur bei der Ratte gesehen. Im Knochenmark findet man merkwürdigerweise bei der Ratte sehr viele, bloss sehr nuregelmässig verteilte histiogene Mastzellen, von der verschiedensten Grösse, wie in der Peritonealflüssigkeit (ausser den hämatogenen Mastzellen, s. w. u.), während ich hingegen bei der Maus keine einzige habe finden können. Sehr merkwürdig sind die Mastzellenbefunde bei der Ratte im Dünndarm. Man sieht hier an A. Th.-Präparaten im Stroma der Zotten und zwischen den Drüsen, z. T. auch sogar im Epithel selbst, äusserst viele Mastzellen. Sie sehen aber den oben beschriebenen histiogenen Mastzellen des lockeren Bindegewebes nicht ähnlich aus — sie sind kleiner, ihre Körnung ist viel weniger gleichmässig, viel schlechter konserviert, ihr Kern ist an seiner Oberfläche von den Körnern dicht besetzt und färbt sich, wie es scheint, auch selbst metachromatisch. An Z. Mbl.-Präparaten sind diese Mastzellen garnicht wiederzufinden, da ihre Körnung dabei durch Auflösung ganz verloren geht. Es sind also scheinbar keine gewöhnlichen histiogenen Mastzellen. Andererseits sehen sie auch den weiter unten beschriebenen hämatogenen Mastzellen der Ratte nicht ähnlich. Es wird also wohl eine besondere Mastzellenart von unbekannter Herkunft und Natur sein.

Dass Mastzellen, also Zellen mit basophilen metachromatisch sich färbenden spezifischen Körnern ausser dem Bindegewebe auch im Blut vorkommen, das ist, wie gesagt, bereits durch Ehrlich und Westphal bekannt geworden. Diese hämatogenen Mastzellen stellen eine besondere Art von Leukocyten vor, deren Körnung eine spezifische Affinität zu basischen Anilinfarben besitzt. Über diese Mastleukocyten, wie man sie kurz nennen kann, sind die Angaben der verschiedenen Autoren weit mangelhafter und viel unbestimmter, als über die uns schon bekannten histiogenen Mastzellen und dies hängt meiner Meinung nach

erstens davon ab, dass sie bei einigen Tieren äusserst spärlich sind oder vielleicht auch ganz fehlen können und zweitens davon, dass sie noch schwieriger zu konservieren sind, als die histiogenen Mastzellen — ihre Granula sind nämlich in Wasser meist noch viel leichter löslich, als die Granula der histiogenen Mastzellen. Die Mastleukocyten sind nur an ATh.-Präparaten sicher nachzuweisen, sowohl im Blut, als auch im Gewebe. Bei dieser Methode erscheinen sie vorzüglich konserviert, während alle anderen Methoden die Körnchen meist vollständig auflösen, sodass die Zellen dann von anderen Leukocyten nicht mehr sicher zu unterscheiden sind.

Am leichtesten sind sie beim Kaninchen zu finden, da sie hier sehr zahlreich sind. Von anderen Autoren sind sie hier im Blute von Hirschfeld (15), Kanthak und Hardy (21) und Gulland (10) gesehen worden. Die letzteren drei Autoren scheinen jedoch zwischen histiogenen und hämatogenen Mastzellen keinen Unterschied zu machen und Gulland bildet sie sogar, wie schon erwähnt, nach Mbl.-Färbung mit grünen Körnchen ab, sodass bei ihm auch eine Verwechslung mit anderen Zellen nicht ausgeschlossen ist.

Wenn man in der oben beschriebenen Weise ein frisch ausgestrichenes Blutpräparat ohne es trocknen zu lassen mit Alkohol fixiert und mit alkoholischer Th.-Lösung färbt, sieht man unter den Leukocyten ziemlich viele Mastleukocyten, — genaue Zählungen habe ich nicht gemacht. In ihrem Protoplasma führen sie zahlreiche feine, aber ganz distinkte, runde, rotviolette Granula. Der Kern hat meist die Form eines zusammengeknickten Schlauches von unregelmässiger Dicke, mit abgerundeten, oft keulenförmig aufgetriebenen Enden, und oft sehr tiefen Einschnürungen. Eine deutliche innere Struktur fehlt, an der Kernmembran sieht man aber oft innig mit derselben verschmolzene metachromatische Granula, nicht selten ist auch die Gesamtfärbung des Kernes rotviolett. Wenn man dasselbe A.-Präparat mit einer wässerigen Farblösung, z. B. Mbl. färbt, findet man in den Zellen höchstens nur einen schwachen rötlichen Schimmer wieder.

Beim Kaninchen zirkulieren also im Blute in sehr beträchtlicher Menge Mastleukocyten. Sie sind sicher beweglich, denn man findet sie sehr häufig herumwandernd in verschiedenen Geweben und Organen und hier sind sie von manchen Autoren

für histiogene Mastzellen gehalten worden. Bei guter Konservierung sehen sie aber den letzteren, die wir jetzt nach der obigen Beschreibung genau kennen, garnicht ähnlich aus. Ganz regelmässig findet man sie neben den histiogenen Mastzellen im Bindegewebe der Cutis (Taf. 34, Fig. 6 Mlk.), unter der Epidermis und in der Umgebung der Haarbälge. Ein Blick auf die Zeichnung beweist, dass sie mit den histiogenen Mastzellen unmöglich verwechselt werden können. Schon der typische zerschnürte Kern allein schliesst diese Möglichkeit aus. Ich muss hervorheben, dass die Mastleukocyten mit besonderer Vorliebe sich gerade in der nächsten Umgebung der spärlichen histiogenen Mastzellen gruppieren. Die Bedeutung dieser Erscheinung ist unklar, gewinnt aber an Interesse im Vergleich mit der merkwürdigen Rolle, die beim Kaninchen von den Mastleukocyten bei der eitrigen Entzündung gespielt wird (Maximow, 28).

Im Mesenterium und im Netz, wo ich keine histiogenen Mastzellen finden konnte, trifft man recht häufig vereinzelte wandernde Mastleukocyten neben den Gefässen vor (Fig. 11 Mlk.); auch im Innern der letzteren (Mlk'.) sieht man sie hier ganz klar und deutlich. In den Lymphdrüsen finde ich beim Kaninchen die Mastleukocyten nur vereinzelt, in der Milz sind sie zahlreich, noch viel zahlreicher aber im Knochenmark, wo auch die entsprechenden Myelocyten zu sehen sind — es sind Zellen mit einem hellen, meist runden Kern und mit den typisch reagierenden Körnern im Zelleibe. Das Knochenmark ist also wohl die Bildungstätteder Mastleukocyten. Im Darm sind die letzteren, besonders im Ileum, im Stroma der Zotten, zwischen den Drüsen, unter dem Epithel sehr zahlreich. Wie gesagt, sind hier aber auch rundkernige Mastzellen vorhanden, die vielleicht den histiogenen Mastzellen entsprechen oder ganz besondere, dem Verdauungstractus eigene Elemente vorstellen. Es mag noch hervorgehoben werden, dass in der Peritonealflüssigkeit des Kaninchens keine Mastzellen zu finden waren, weder histiogene, noch hämatogene.

Beim Meerschweinchen sind die Mastleukocyten von Hirschfeld (15) bloss erwähnt, von Kanthak und Hardy (21) und besonders von Jolly (16, 20) genauer beschrieben worden. Ich finde im Meerschweinchenblut an ATh.-Präparaten Mastleukocyten in wechselnder Anzahl, aber stets viel spärlicher, als beim Kaninchen. Sie haben einen länglichen schlauchförmigen

Kern, der gewöhnlich durch zwei Einschnürungen in drei Teile geteilt erscheint. Die Körner, die den Zelleib erfüllen, haben meistens eine längliche eiförmige Gestalt und erscheinen, wie es auch Jolly angibt, ziemlich blass und nur schwach metachromatisch gefärbt. Im lockeren Bindegewebe habe ich diese Zellen nicht finden können. Sie mögen hier vielleicht gelegentlich doch vorhanden sein, jedenfalls aber in sehr spärlicher Anzahl. Im Knochenmark finde ich die beschriebenen reifen Mastleukocyten, ausserdem aber auch die entsprechenden Myelocyten, mit einem runden oder nierenförmigen Kern und denselben Körnchen im Zelleib.

Beim Igel habe ich im Blute, allerdings in sehr spärlicher Anzahl, typische Mastleukocyten gefunden, mit einem ähnlichen dreiteiligen Kern, wie beim Meerschweinchen, aber mit sehr deutlichen runden, dunkel metachromatisch sich färbenden Körnern. Im Knochenmark finden sich (ausser den spärlichen oben erwähnten histiogenen Mastzellen) die entsprechenden ziemlich grossen Myelocyten, mit einem runden oder nierenförmigen Kern und vielen dunkel gefärbten Körnern im Protoplasma. Im lockeren Bindegewebe vermisse ich die Mastleukocyten auch beim Igel.

Beim Hund sind die Mastleukocyten im Blut von Hirschfeld (15) erwähnt, aber nicht genauer beschrieben worden. Ich finde im Blute typische, aber äussert spärliche Mastleukocyten mit zerschnürtem Kern und sehr intensiv metachromatischen hellrot violetten Körnchen. Im Knochenmark sind sie und ihre Jugendform, die entsprechenden Myelocyten, auch sehr spärlich; die Mastmyelocyten sind ziemlich klein, besitzen einen runden oder nierenförmigen Kern und typische rotviolette Granula.

Bei der Ratte werden die Mastleukocyten im Blute von Hirschfeld (15) auch erwähnt, ich habe sie hier jedoch im Blute nicht finden können. Im Knochenmark dagegen sah ich (ausser den oben erwähnten zahlreichen grobkörnigen histiogenen Mastzellen verschiedener Grösse) ganz typische Zellen mit sehr feinen rotvioletten Körnern: z. T. waren es rundkernige Zellen — Mastmyelocyten, z. T. reife Leukocyten mit mehr polymorphem Kern. Diese hämatogenen Mastzellen sind aber auch im Knochenmark so selten, dass man ein Übertreten derselben ins Blut nur in ganz vereinzelten Exemplaren annehmen kann. Deswegen habe ich sie auch in meinen Blutpräparaten, deren

Anzahl immerhin beschränkt war, vermisst. Ob die bei der Ratte im Darme massenhaft vorhandenen Mastzellen nicht doch wenigstens z. T. hämatogene Mastleukocyten sind, vermag ich nicht zu entscheiden.

Bei der Katze vermisse ich die Mastleukocyten im Blute. Im Knochenmark finde ich bei jungen Kätzchen von ein paar Wochen seltene Myelocyten mit sehr spärlichen, groben, unregelmässigen, nach ATh. blassrotvioletten Körnern. Bei erwachsenen Tieren habe ich auch im Knochenmarke Mastmyelocyten vermisst; es ist wahrscheinlich, dass sie hier doch vorhanden, aber sehr ungleichmässig verteilt sind.

Bei der Maus ist es mir endlich trotz aller Bemühungen weder im Blut, noch im Knochenmark gelungen, Mastleukocyten zu finden; hier fehlen im Knochenmark, wie gesagt, auch die histiogenen Mastzellen. Die Angaben Hirschfelds (15) über die Mastleukocyten im Blute der Katze und der Maus bin ich deswegen nicht imstande zu bestätigen. Vielleicht hängt das von der ausserordentlichen Seltenheit dieser Zellen ab.

Aus dem Geschilderten ist es klar, dass die Mastzellen eine ganz besondere, spezifische, wohl charakterisierte Zellart vorstellen und dass wir zwei Arten von Mastzellen unterscheiden müssen, histiogene oder Mastzellen des Bindegewebes und hämatogene Mastzellen, oder Mastleukocyten. Die letztere Zellart, die Mastleukocyten, besitzt meiner Meinung nach eine ebenso spezifische und konstante Körnung, wie die histiogenen Mastzellen und darin stimme ich mit Türk (45) contra Pappenheim (32, S. 405) durchaus überein. Die Sache ist bloss die, dass sich die beiden Mastzellenarten nicht bloss rein morphologisch von einander unterscheiden: die Substanz der Granula in den Mastleukocyten, im Grunde wahrscheinlich der Granulasubstanz in den histiogenen Mastzellen durchaus entsprechend, hat doch auch ihre eigenen charakteristischen chemischen und physikalischen Besonderheiten; sie ist viel zarter, meistens viel leichter durch Wasser enthaltende Reagentien zu zerstören und daher kommt auch ihr (Pappenheim) unregelmässiges, verklumptes Aussehen in den gewöhnlichen histologischen Präparaten. An ATh.-Präparaten, besonders wenn sie weder in Celloidin, noch besonders in Paraffin eingebettet gewesen waren, ist diese Körnung immer ganz distinkt und regelmässig.

Innerhalb der beiden Gruppen, der histiogenen und der hämatogenen Mastzellen, giebt es, wie wir sehen, Verschiedenheiten je nach der Tierart, die aber alle bloss sekundärer Natur sind. Sie betreffen Häufigkeit, Grösse und Form der Zellen, Zahl der Körnchen, Intensität ihrer Färbung und endlich auch ihre Lösungsfähigkeit in Wasser. Sehr hoch in den histiogenen und auch hämatogenen Mastzellen des Kaninchens, ist die letztere Eigenschaft in den histiogenen Mastzellen der Ratte sehr gering. Im übrigen sind die Mastzellen bei allen untersuchten Tieren dieselbe typische, nie fehlende Zellform.

Auf die Frage, in welchem Verhältnis die histiogenen Mastzellen zu den hämatogenen stehen, ob es zwei ganz getrennte Zellstämme sind oder ob es zwischen ihnen genetische Beziehungen gibt, vermag ich vorläufig keine ganz bestimmte Antwort zu geben. Dazu sind embryologische Untersuchungen erforderlich, die ich bis jetzt noch nicht abgeschlossen habe. Jedenfalls sind diese Beziehungen nicht so einfach, wie es z. B. Gulland (10) meint, nach welchem die hämatogenen Mastzellen sich von den histiogenen nur durch ihre Grösse unterscheiden sollen.

Soviel ich mir bis jetzt ein Urteil erlauben darf, sind für das Vorhandensein genetischer Beziehungen zwischen den histiogenen und hämatogenen Mastzellen im erwachsenen Organismus keine Beweise vorhanden. Bei sehr jungen Embryonen der Ratte gelingt es leicht, das erste Auftreten der histiogenen Mastzellen im Bindegewebe zu beobachten. Man sieht, wie einige von den überall zerstreuten „primären Wanderzellen" Saxers allmählich anfangen, Mastzellenkörner auszuarbeiten. Zuerst sieht man einzelne spärliche Körnchen im Protoplasma, dann wächst die Zahl derselben immer mehr und mehr. Zu dieser Zeit scheinen im Blute und in der Leber überhaupt noch keine granulierte Leukocyten vorhanden zu sein. Man könnte also annehmen, dass die histiogenen Mastzellen einen verhältnismässig sehr früh vom übrigen Mesenchym abgespaltenen Zellstamm vorstellen und dass die hämatogenen Mastzellen wahrscheinlich erst später auftreten. Ob dies dann unabhängig von den histiogenen Mastzellen geschieht, oder nicht, bleibt vorläufig unentschieden.

Bei Embryonen und jungen Tieren fand ich ziemlich oft Mitosen in den histiogenen Mastzellen (Fig. 9). Es wäre nun interessant zu wissen, wie sich in dieser Beziehung die Mast-

zellen im Bindegewebe des erwachsenen Tieres verhalten. Wie ich nämlich gezeigt habe (27), sind sie schädlichen Einflüssen gegenüber sehr empfindlich und machen z. B. bei der Entzündung nur regressive Veränderungen durch; sicher werden sie also auch im normalen Organismus mit der Zeit verbraucht — wo und wie entstehen dann neue histiogene Mastzellen, wie wird die notwendige Regeneration besorgt? Für die Annahme einer Beteiligung der Mastleukocyten des Blutes daran (deren eigene fortwährende Regeneration durch das Vorhandensein der Mastmyelocyten im Knochenmark gesichert scheint) fehlen vorläufig, wie gesagt, die Beweise, zumal sie bei Katze und Maus so ausserordentlich selten sind.[1])

Jolly (16) und Kanthak und Hardy (21) behaupten nun, sie hätten unter den (histiogenen) Mastzellen der Peritonealflüssigkeit bei der Ratte viele kleine junge Formen mit eben erst anfangender Granulabildung im Zelleibe gesehen. Wenn das so wäre, könnte man an eine fortwährende Neubildung der histiogenen Mastzellen auf Kosten der Lymphocyten oder einkernigen Leukocyten denken, die die spezifische Substanz in Granulaform ausarbeiten und auf diese Weise allmählich heranreifen würden. Es bliebe aber auch dann noch zu erklären, wie solche junge oder schon reife Mastzellenformen aus den serösen Höhlen überall ins Bindegewebe gelangen, wo man doch keine jungen, unreifen Formen im erwachsenen Zustande des Tieres findet? Ich habe aber an ATh.-Präparaten, wo die Mastzellenkörner tadellos konserviert sind, wie gesagt, selbst in den kleinsten Mastzellenformen der Peritonealflüssigkeit bei Ratte und Maus und des Knochenmarks der Ratte immer schon den ganzen Zellleib voll von fertigen Körnchen gefunden. Niemals waren dort solche Mastzellen mit anfangender Granulaablagerung vorhanden,

[1]) Die Angaben von Heller (12), welcher bei einer an Hypotrichosis leidenden Ratte Verwandlung emigrierender Lymphocyten in histiogene Mastzellen annimmt, beziehen sich meiner Meinung nach auf einen zu vereinzelten Fall, um verallgemeinert werden zu können. In Betreff der dem Referat der Hellerschen Arbeit in den Folia hämatologica (32, S. 406), beigefügten Notiz von Pappenheim, der die Befunde Hellers durch Emigration von Mastleukocyten ins Bindegewebe erklären will, möchte ich bemerken, dass, wie wir gesehen haben, die Mastleukocyten im Blute normaler Ratten, wenn überhaupt, so doch nur ausserordentlich selten vorkommen.



wie ich sie oben bei Embryonen erwähnt habe. Ich bin also nicht in der Lage, die Beobachtungen von Jolly und Kanthak und Hardy bestätigen zu können.

Bei der erwachsenen Katze gelang es mir zweimal in den Mastzellen des Bindegewebes unzweifelhafte Mitosen zu finden (Fig. 10). Auf Grund dieser Befunde könnte man also die Möglichkeit einer selbständigen regenerativen Proliferation der histiogenen Mastzellen annehmen. Leider wollte es mir bis jetzt nicht gelingen, Mastzellenmitosen bei erwachsenen Ratten und Mäusen zu finden, wo die Mastzellen am vollkommensten ausgebildet sind.[1])

Wie wir gesehen haben, sind histiogene Mastzellen bei allen von mir untersuchten Säugetieren vorhanden, selbst beim Kaninchen, wo sie von so vielen Autoren ganz geleugnet wurden. Hier sind sie am schwächsten, bei Ratte und Maus dagegen am stärksten entwickelt. Die hämatogenen Mastzellen, die Mastleukocyten, verhalten sich anders. Nur beim Kaninchen sind sie zahlreich, beim Meerschweinchen finden sie sich schon seltener, bei Igel und Hund sind sie sehr spärlich, bei der Ratte und der Katze findet man sie ausnahmsweise und bei der Maus habe ich gar keine gefunden. Sicher muss also die Bedeutung der histiogenen Mastzellen für die Lebensfunktionen des Organismus grösser sein, als die der Mastleukocyten. Es scheint auch, dass diese zwei Zellarten einander gewissermassen substituieren können; beim Kaninchen, welches äusserst spärliche histiogene Mastzellen besitzt, sind die Mastleukocyten zahlreicher, als bei allen anderen Tieren, sie wandern hier auch überall im Bindegewebe umher; bei Ratte, Maus und Katze, wo die histiogenen Mastzellen hoch entwickelt und zahlreich sind, treten die Mastleukocyten hingegen ganz in den Hintergrund oder fehlen auch vollständig.

Über die Bewegungsfähigkeit der histiogenen Mastzellen sind die Meinungen der Autoren uneinig. Während z. B. Ranvier (35) sie auf Grund von direkten Beobachtungen für unbeweglich erklärt, gibt Gulland (10) die Möglichkeit der amöboiden Bewegung zu. Ich selbst habe darüber keine direkten Beobachtungen angestellt, möchte aber doch glauben, dass erstens

---

[1]) In der letzten Zeit habe ich in den histiogenen Mastzellen im Knochenmark der erwachsenen Ratte hin und wieder Mitosen gefunden.

negative Resultalte bei ähnlichen Beobachtungen an lebenden Zellen keine grosse Bedeutung haben, da sie ja unter ganz künstlichen, für das Zelleben sehr ungünstigen Bedingungen ausgeführt werden; haben doch Manche erst vor kurzem auch den Lymphocyten auf Grund direkter Beobachtungen keine Bewegungsfähigkeit einräumen wollen. Zweitens ist die äussere Form der histiogenen Mastzellen manchmal kaum anders, als durch aktive amöboide Bewegung zu erklären. Besonders häufig trifft man, wie gesagt, solche amöboide Mastzellen in den serösen Häuten.

Wenn schon unsere morphologischen und histogenetischen Kenntnisse über die Mastzellen noch nicht vollkommen sind, so ist es kaum möglich, etwas Bestimmtes über ihre physiologische Funktion zu sagen. Die Hauptsache ist, dass wir nicht wissen, was für eine Substanz es ist, aus welcher die spezifischen Granula bestehen. Das konstante Vorkommen der Mastzellen bei allen möglichen Tieren, nicht nur den Säugern, nicht nur bei den Vögeln, Amphibien, den Wirbeltieren überhaupt, sondern auch bei Wirbellosen (Hardy 11), rechtfertigt aber jedenfalls den Schluss, dass die fragliche Substanz eine sehr wichtige Rolle im Stoffwechsel des Tierkörpers spielt. Dass die Mastzellen zu dem Metabolismus im Tierkörper in innigen Beziehungen stehen müssen, dafür sprechen u. a. auch manche morphologische Tatsachen. So tritt merkwürdigerweise stets sogar bei sonst sehr mastzellenarmen Tieren eine starke Ansammlung derselben im Bindegewebe der Darmschleimhaut, unter dem Epithel hervor (vergleiche u. a. Du Bois, 6).

Wie ich gezeigt habe (27), sind auch die Veränderungen, die die Mastzellen bei Entzündungsprozessen durchmachen, in derselben Beziehung sehr interessant. Bei der Ratte werden die Mastzellen z. B. gleich am Anfange der Entzündung durch andere Zellen, durch die sog. Polyblasten zerstört und zerfressen, wobei die spezifischen Granula auf dem Wege der Phagocytose in das Protoplasma der Polyblasten gelangen. Bei der Eiterung (28) sieht man ferner bei der Resorption des Abscesses, wie sich aus den zerfallenden Eiterkörperchen und den degenerierenden Kokken z. T. direkt, z. T. erst nach Phagocytose durch die Polyblasten in deren Protoplasma eine Substanz in Granulaform bildet, die in ihrem Verhalten zu den basischen Anilinfarben und

z. T. auch zum Wasser der Mastzellenkörnung sehr ähnlich ist.[1]) An dieser Stelle muss auch der interessanten Beobachtung von A. Wolff (47) gedacht werden, der nach Einführung menschlichen Spermas in die Bauchhöhle von Meerschweinchen bei der dabei eintretenden Phagocytose von Seiten der einkernigen Exsudatzellen (Makrophagen, Polyblasten) Zerfall der Spermatozoenköpfe zu metachromatisch reagierenden Körnchen gesehen hat.

Es ist seit langem bekannt, dass die Mastzellen des Bindegewebes an fixierten gefärbten Präparaten gar nicht selten von eigentümlichen „pericellulären Höfen“ umgeben erscheinen. Diese Höfe sind entweder homogen und wie die Mastzellenkörner metachromatisch gefärbt, oder es sind in ihrem Bereiche auch in Auflösung begriffene und augenscheinlich aus der Zelle herausgetretene Körner sichtbar (vergl. u. a. Löwenthal, 22). Ich selbst habe ebenfalls solche Erscheinungen früher (27) beschrieben, sie sind z. T. auch oben erwähnt worden; manchmal sieht man, besondersan Z-Präparaten, bei Maus und Ratte an der Peripherie des Mastzellenleibes sogar Blasen entstehen, die ihren Inhalt dann in das umgebende Medium zu entleeren scheinen.

Die erwähnte Erscheinung legt natürlich sofort den Gedanken nahe, dass die Mastzellen wirkliche einzellige Drüsen vorstellen; in ihrem Protoplasma arbeiten sie eine bestimmte, für den Stoffwechsel der übrigen Gewebselemente notwendige, ihrem chemischen Charakter nach unbekannte Substanz aus, speichern sie in Form von Körnchen auf und geben sie dann allmählich den jeweiligen Bedürfnissen des Gewebes entsprechend an die Umgebung ab. Diese Auffassung würde auch den von mir beobachteten Veränderungen der Mastzellen bei pathologischen Verhältnissen eine recht plausible Erklärung geben. Dazu ist jedoch zu bemerken, dass die pericellulären Höfe, die Zerstreuung und Ausscheidung der Mastzellengranula im mikroskopischen Präparat nur unter bestimmten Bedingungen sichtbar werden, nämlich dann, wenn das Präparat in dieser oder jener Weise der Wirkung des Wassers aus-

[1]) Wenn sich in den angeführten Fällen im Protoplasma verschiedener Zellen die Substanz der Mastzellenkörnung vorübergehend ansammelt, so kann das natürlich nicht gegen die Spezifität der Mastzellen sprechen und können solche Mastzellengranula führende Zellen nicht Mastzellen genannt werden (wie es z. B. Schreiber, 42, getan hat). Ebensowenig könnte man z. B. auch einen mit Fett beladenen Phagocyten eine Fettzelle nennen.

gesetzt gewesen war. Wenn man A Th.-Präparate untersucht, findet man nur sehr selten ähnliche Erscheinungen; so sind sie z. B. oben für das Kaninchen beschrieben (Fig. 6 Mz.), bei welchem die Mastzellen sehr zart und leicht veränderlich sind. Aber auch hier sind sie nur sehr schwach ausgeprägt. In Mastzellen, wo die Körner gegen Wasser sehr widerstandsfähig sind, z. B. in den histiogenen Mastzellen der Ratte, vermisst man auch an ZFMbl.-Präparaten (Fig. 8 Mz.) die Erscheinungen der Körnchenausscheidung, während sie nach ZMbl. sehr deutlich sind. Beim Meerschweinchen sieht man hingegen an ZFMbl.-Präparaten immer grosse intensiv metachromatische pericelluläre Höfe. Sehr wichtig ist ferner der Umstand, dass sich an den frischen Nr.-Präparaten (Taf. 33, Fig. 2—4, Mz.) ein Austreten der Körnchen aus dem Protoplasma der Mastzellen und eine Bildung von pericellulären Höfen nicht beobachten lässt, solange die Zellen noch keine sichtbaren Spuren von tiefer Schädigung aufweisen.

Alles in allem muss man also annehmen, dass die pericellulären metachromatischen Höfe und die Ausscheidung von Körnchen und Blasen aus den Mastzellen in fixierten Präparaten Kunstprodukte sind. Dadurch verlieren natürlich die pathologischen Befunde an den Mastzellen keineswegs an Richtigkeit und Bedeutung und auch für den normalen Zustand derselben verliert die Hypothese von ihrer Funktion als einzelliger Drüsen nicht an Wahrscheinlichkeit. Man braucht sich nur nicht vorzustellen, dass die Körnchen den Zelleib als solche verlassen, um sich erst in der Gewebsflüssigkeit aufzulösen; das geschieht eben vielleicht nur bei Zerstörung der Zelle durch die granulalösenden Reagentien oder bei Entzündung. Im normalen Verlaufe des Zellenlebens kann sich die Substanz der Körnchen beim Verlassen des Zellkörpers derart verändern, dass sie unsichtbar wird.

Eine Klärung der Frage über die physiologische Bedeutung der Mastzellen muss durch physiologisch-chemische Arbeiten herbeigeführt werden.

5. Ruhende Wanderzellen, Ranviers Clasmatocyten.

In den Fibroblasten und den histiogenen Mastzellen haben wir zwei konstant vorkommende typische Zellformen des lockeren Bindegewebes kennen gelernt. Es gibt aber noch eine dritte Zellform, die sich ebenfalls ganz konstant bei allen von mir unter-

suchten Säugetieren findet. Es sind die Ranvierschen Clasmatocyten oder, wie ich sie nenne, die ruhenden Wanderzellen.

Eine sehr genaue Vorstellung vom Charakter dieser eigentümlichen Elemente gewinnt man schon gleich bei Untersuchung der frischen Nr.-Präparate. Die auf der Tafel 33, Fig. 1—4 gegebenen Zeichnungen solcher Präparate zeigen, wie ich hoffe, ganz deutlich ihre Besonderheiten, durch die sie sich sowohl von den Fibroblasten, als auch von den Mastzellen schon auf den ersten Blick unterscheiden. Ebenso wie die Mastzellen bieten natürlich auch sie bei den einzelnen Tierarten gewisse Verschiedenheiten dar, doch sind dieselben, wie wir sehen werden, ganz sekundärer Natur.

Beim Kaninschen sehen wir sie im Nr.-Präparat (Fig. 1, RWz.) überall zwischen den collagenen Bündeln und den Fibroblasten einzeln oder zu zweien und zu dreien zerstreut; sie sind spärlicher als die Fibroblasten. Es sind meistens spindelförmige Elemente mit in die Länge gezogenen zipfelförmigen Enden, doch trifft man recht häufig auch kürzere, platte, ovale Exemplare. Viel seltener sind Zellen mit mehreren langen Ausläufern. Im allgemeinen sind sie kleiner als die Fibroblasten. Was sie aber von den letzteren sofort unterscheiden lässt, ist die Beschaffenheit ihres Protoplasmas. Es bricht das Licht stärker, ist etwas dunkler und glänzender; während ferner in den Fibroblasten an Nr.-Präparaten (Fbl.) nur eine äusserst schwache Körnelung oder retikuläre Struktur in ihm bemerkbar ist, die sich in den Endabschnitten der platten Ausläufer ganz verliert, hat es hier eine viel deutlichere körnige oder retikuläre Struktur und nimmt auch einen stärkeren diffusen rötlichen Ton an. Der Zelleib erscheint viel schärfer konturiert, selbst an den äussersten Enden der Ausläufer und überall an seinem freien Rande sieht man zahlreiche unregelmässige zackenförmige Vorsprünge. Die Zellgrenzen sind deswegen, im Gegensatz zu den Fibroblasten, wo sie z. T. verschwommen erscheinen, stets sehr leicht zu definieren.

Der Kern ist auch ganz anders, als in den Fibroblasten; er ist stets kleiner, dabei meist länglich, selten rundlich und hat niemals eine so regelmässige, glatt konturierte ovale Form; seine Membran bildet meistens kleine Unebenheiten und Fältchen. Mit Nr. färben sich diese Kerne im allgemeinen viel rascher und etwas intensiver, als die in den Fibroblasten; sie nehmen einen leichten, aber deutlichen rosenroten Ton an; man sieht in ihnen dabei

zahlreiche Chromatinteilchen, aber keine Nukleolen, wie in den blassen, ovalen Fibroblastenkernen. Besonders deutlich ist im Vergleich mit den letzteren die Kernmembran rosa gefärbt.

Im Protoplasma sind Vakuolen nur manchmal in spärlicher Anzahl zu sehen. Hin und wieder findet man auch kleine glänzende Tröpfchen, die wie Fett aussehen. Was aber die uns interessierenden Zellen noch besonders auszeichnet, das sind die eigentümlichen körnigen Einschlüsse des Protoplasmas (Fig. 1, RWz.). Sie sind in diesen Zellen beim Kaninchen zuerst bekanntlich von Ranvier entdeckt (36), dann von mir (25), von Schreiber und Neumann (41) und von Schwarz (44) genauer beschrieben worden. Man sieht sie in einem jedem frischen, sogar ungefärbten Präparat, als glänzende gelbliche Granula von sehr unregelmässiger Form und Grösse. Bei Nr.-Färbung nehmen sie allmählich eine mehr oder weniger deutliche rötliche Färbung an, die nicht selten einen unverkennbaren Stich ins Gelbe hat. Die Granula liegen vornehmlich an beiden Enden des Kerns angesammelt. Ihre Zahl unterliegt übrigens bedeutenden Schwankungen je nach dem Individuum und sogar je nach der Stelle im Bindegewebe. Nicht selten trifft man auch fast vollständig granulalose Zellen, die aber auch dann sofort an dem typischen scharf begrenzten Zelleib und dem kleinen Kern erkannt werden können.

Die beschriebenen Körnchen haben mit der Mastzellenkörnung nichts zu tun; sie verhalten sich schon bei supravitaler Nr.-Färbung ganz anders, noch deutlicher werden wir dies in den fixierten Präparaten hervortreten sehen.

Hin und wieder (Fig. 1, x.) trifft man Zellen, die die typische Körnung im Protoplasma schon besitzen und auch sonst in ihrer Struktur den beschriebenen Zellen ganz gleichen, aber erstens kleiner und zweitens nicht in die Länge gezogen sind, sondern amöboid erscheinen. Sie stellen, wie wir noch sehen werden, Übergangsformen von den gewöhnlichen kleinen amöboiden Wanderzellen des Bindegewebes zu den „ruhenden Wanderzellen“ vor. Sehr selten begegnet man Zellen von unbestimmtem Charakter, die gewissermassen die Mittelstellung zwischen Fibroblasten und ruhenden Wanderzellen einzunehmen scheinen. Darüber wird noch weiter unten die Rede sein.

Sehr schön sind die ruhenden Wanderzellen an frischen Nr.-Präparaten beim Meerschweinchen. Sie sind hier zahlreich

(Fig. 4, RWz.), sehr polymorph, meistens länglich und besitzen oft mehrere, verzweigte, an den Enden noch keulenförmig erweiterte Ausläufer. Der Charakter von Kern und Protoplasma ist wieder ganz derselbe, wie beim Kaninchen, — deutliche körnige oder reticuläre Struktur, ziemlich dunkle Färbung mit Nr., sehr scharf begrenzter, oft zackiger Rand. Vakuolen sind auch ziemlich selten. Auch hier führen ferner die Clasmatocyten eine besondere ganz ähnliche Körnung, sie ist nur weniger konstant, als beim Kaninchen. Manchmal sieht man nur ein paar kleine, oder im Gegenteil sehr grobe Körner im Zelleib, die sich mit Nr. stark gelbrot färben; in anderen Fällen sind sie zahlreicher, besonders in der Umgebung des Kernes. Immer haben die einzelnen Körnchen sehr verschiedene Grösse — von den kleinsten, kaum sichtbaren, sind alle Übergänge zu sehr grossen, eckigen vorhanden. Auch ganz granulafreie Zellen kommen vor.

In einem Falle, wo ich einem Meerschweinchen eine aseptische Celloidinkammer ins lockere Bindegewebe einführte, untersuchte ich mittelst der supravitalen Nr.-Färbung das entzündete Gewebe in der nächsten Umgebung des Fremdkörpers nach 19 Stunden. Alle die weiter unten noch erwähnten dabei vorkommenden Veränderungen der ruhenden Wanderzellen waren hier sehr schön sichtbar — die meisten standen im Begriff, sich abzurunden, zogen ihre Ausläufer ein, viele waren auch schon ganz amöboid geworden; im Protoplasma sah man aber überall viele grosse, rote, sphärische Granula oder Tropfen. An eine rasche Vermehrung der Granula kann man aber hier nicht denken — an fixierten Präparaten (Tafel 35, Fig. 14) fand man vielmehr eine starke Vakuolisierung des Protoplasmas; es handelte sich hier also bloss um Diffusion und Ausscheidung des Farbstoffes in die Flüssigkeit der Vakuolen. Vielleicht stellen diese Vakuolen aufgelöste Granula vor.

Ausserordentlich zahlreich findet man die ruhenden Wanderzellen bei Ratte und Maus (Taf. 33, Fig. 3 RWz.). An vielen Stellen scheinen sie noch zahlreicher zu sein als die Fibroblasten. Sie sind sehr polymorph und ihre Struktur entspricht wiederum vollständig den Befunden bei den übrigen Tieren. Auch hier sind sie von den Fibroblasten sofort an den kleineren, gröber konturierten Kernen und an dem dunkleren, scharf begrenzten Protoplasma mit den unregelmässigen Ausläufern zu unterscheiden. Distinkte blassrote Körnchen sieht man auch, aber meist in ge-

ringer Anzahl. Dort, wo sich Gruppen von Mastzellen (Fig. 3, RWz.) befinden, sieht man die ruhenden Wanderzellen auch zwischen und neben den letzteren, wobei sie sich der Oberfläche derselben eng anschmiegen; diese Verhältnisse sind hier besonders deutlich zu übersehen, da die Nr.-Lösung die einzelnen Zellen auseinanderschiebt. Übergangsformen von kleinen amöboiden Wanderzellen zu den ruhenden, z. T. auch von den letzteren zu den Fibroblasten, sind bei Ratte und Maus noch häufiger als beim Kaninchen.

Ganz ähnlich sind auch die ruhenden Wanderzellen in den Nr.-Präparaten bei Katze und Hund. Beim letzteren enthält das Protoplasma, ausser mehr oder weniger zahlreichen, sich allmählich rot färbenden Körnchen, helle Vakuolen und manchmal auch kleine glänzende Fetttröpfchen. Bei der Katze (Fig. 2, RWz.) sind die ruhenden Wanderzellen sehr polymorph und meist nicht sehr in die Länge gezogen, sondern platt und oval oder polygonal mit vielen kurzen spitz zulaufenden oder am Ende keulenförmig erweiterten Ausläufern am Rande, die sich fingerförmig ausbreiten. Das Protoplasma enthält eine wechselnde Anzahl verschieden grosser rötlicher Körnchen, seltener sieht man auch Vakuolen. Der Kern ist ziemlich gross, aber doch kleiner und glänzender, als in den Fibroblasten, oval, färbt sich leicht rosa und enthält deutliche Chromatinteilchen und ein Kernkörperchen.

Wenden wir uns jetzt zur Untersuchung der fixierten Präparate, so offenbart sich uns der eigenartige morphologische Charakter der ruhenden Wanderzellen hier noch klarer und ausserdem ist hier ihre topographische Anordnung und Verbreitung in den verschiedenen Gebieten erkenntlich.

Ein sehr interessantes Objekt ist wiederum vor allem das Kaninchen. Hier sind die ruhenden Wanderzellen (Taf. 34, Fig. 5 und 6 RWz., Taf. 35, Fig. 12 RWz.) sehr gross und schön, besonders in den gefässarmen Teilen des lockeren Bindegewebes. An ZMbl.- und besonders an ATh-Präparaten ist das Protoplasma selbst so blassblau, dass man seine Grenzen nicht so gut wie an den frischen Präparaten definieren kann (Fig. 5 und 6 RWz). Dafür ist es aber an den ZEh.- und ZFEh.-Präparaten äusserst deutlich (Fig. 12 RWz.) Es nimmt hier eine ziemlich dunkle, graue Färbung an und besitzt eine dichte retikuläre Struktur, die am Rande des Zelleibes etwas lockerer wird. Hin und wieder findet man in wechselnder Anzahl kleine helle Vakuolen. Die

Form der Zellen ist, wie wir schon oben gesehen haben, eine langgestreckte, meist spindelförmige; sie kann sich übrigens den benachbarten Elementen anpassen. Der Zelleib ist stets überall sehr scharf konturiert, sein Rand erscheint mit feinen sägeartigen Zacken besetzt und diese Eigenschaft ist der wichtigste Unterschied dieser Zellen von den Fibroblasten. Der Kern ist immer kleiner, als in den letzteren, hat auch eine ganz andere, viel weniger regelmässige, längliche, oft nierenförmige Gestalt; seine Lage wird oft in unverkennbarer Weise durch das Mikrozentrum beeinflusst. Die Membran liegt meistens in feinen Falten und erscheint im optischen Durchschnitte als eine dicke dunkle Linie; im Kerninneren sind viele grobe Chromatinkörnchen verteilt, aber keine deutlichen Nucleolen. Die Centrosomen sind immer vorhanden, grösser und deutlicher, als in den Fibroblasten und liegen meistens an der eingebuchteten Seite des Kernes.

Die Granula im Protoplasma sind nach allen Methoden sichtbar und scheinen also beim Kaninchen sehr widerstandsfähig zu sein. An ZMbl.- und AMbl.-Präparaten sind sie dunkelblaugrün, nach ATh. (Fig. 5, RWz.) sind sie ebenfalls blaugrün oder reinblau, manchmal mit einem leichten Stich ins Violette. Jedenfalls haben sie nicht die entfernteste Ähnlichkeit mit der Körnung der histiogenen Mastzellen (Fig. 5 und 6 Mz.) An ZEh-Präparaten (Fig. 12 RWz,) sind sie sehr schön zu sehen; sie stellen verschieden grosse, eckige, tief schwarz gefärbte Körner vor und liegen im Zelleib in kleinen Gruppen unregelmässig zerstreut, die Umgebung der Centrosomen freilassend. Auch an den fixierten Präparaten ist die Zahl der Körnchen in den Zellen recht verschieden; bei einigen Tieren scheinen viele Zellen ganz granulafrei zu sein.

Was die im frischen Nr.-Präparat oben erwähnten Zwischenformen zwischen ruhenden Wanderzellen einer- und Fibroblasten und kleinen amöboiden Wanderzellen andererseits betrifft, so sind sie von mir an fixierten Präparaten schon früher beschrieben worden (25, S. 28). Beim Kaninchen sind sie im allgemeinen selten, besonders die Zellformen mit unbestimmtem Charakter, die die ruhenden Wanderzellen mit den Fibroblasten zu verbinden scheinen. Etwas häufiger sind die Zellen, welche den Übergang der kleinen lymphocytenähnlichen Wanderzellen zu den ausgebildeten Clasmatocyten vermitteln. Die kleine runde Zelle vergrössert sich, der Kern wird auch grösser, heller, das Chromatin zerteilt

sich in kleinere Teilchen, der Zelleib bewahrt seine scharf konturierten zackigen Umrisse, streckt sich aber immer mehr und mehr und bald treten in ihm auch die ersten typischen tingiblen Körnchen auf.

In den gefäss- und zellarmen Partien des lockeren Bindegewebes sind die ruhenden Wanderzellen beim Kaninchen spärlicher, als die Fibroblasten; hier findet man auch die grössten, schönsten Exemplare; sie liegen zwischen den collagenen Bündeln einzeln oder in kleinen, oft reihenförmigen Gruppen, im ganzen ziemlich unregelmässig verteilt; in den Gruppen (Fig. 12, RWz.) schmiegen sie sich manchmal so eng aneinander, dass dadurch ihre äussere Form stark beeinflusst wird.

In den gefässreichen Partien, besonders im Fettgewebe, sind sie im allgemeinen viel zahlreicher, dafür ist hier aber auch ihr Umfang geringer und tritt ihre typische Form bei der dichten Lagerung nicht so gut hervor. Hier sind auch stets am häufigsten Exemplare zu finden, die ihrem Habitus nach den kleinen amöboiden Wanderzellen noch sehr nahe stehen. In der Adventitia der kleineren und grösseren Gefässe versammeln sie sich in besonders grosser Menge (Fig. 5, RWz.) Wenn es sich um mittelgrosse Gefässe handelt, liegen sie dabei neben den histiogenen Mastzellen (Mz.) und können mit denselben bequem verglichen werden. Im dichten Bindegewebe des Coriums sind die ruhenden Wanderzellen, ebenso wie die Fibroblasten, sehr klein und liegen zusammengepresst zwischen den kollagenen Bündeln. Sie haben hier auch sehr oft noch den Charakter von amöboiden Zellen.

Dass die beschriebenen ruhenden Wanderzellen, die Clasmatocyten überall im Bindegewebe des Organismus verbreitet sind, ist jedenfalls über alle Zweifel erhaben; nur sind sie in den meisten Organen wegen der ungünstigen Lage, wegen der Dichtigkeit des Gewebes nicht so klar zu demonstrieren, wie im lockeren Bindegewebe. In den serösen Häuten finden sie sich z. B. sogar in sehr grossen Mengen, besonders im Netz, wo sie ja auch zuerst von Ranvier (36) entdeckt und dann auch von anderen (Schreiber und Neumann 41, Maximow 25) näher untersucht worden sind. Hier findet man besonders stark in die Länge gezogene, oft sogar verzweigte Formen mit sehr zahlreichen tingiblen Körnchen im Protoplasma. Ob die Clasmatocyten in den blutbildenden Organen vorkommen, ist sehr schwer direkt

nachzuweisen; jedenfalls habe ich bei einigen Kaninchen in Knochenmarksschnitten nach ZMbl. und ATh. sehr viele lange spindelförmige Zellen mit den typischen blaugrünen Körnchen gesehen; sie gehörten offenbar dem Stützgewebe an.

Beim Meerschweinchen sind die ruhenden Wanderzellen (Taf. 35, Fig. 13, RWz.) an fixierten Präparaten schwieriger zu demonstrieren, als an den frischen Nr.-Präparaten. Ihre charakteristischen Eigenschaften treten ganz deutlich nur bei sehr vollkommener Fixation hervor und in dieser Beziehung leistete mir hier die Methode Dominicis (8) besonders gute Dienste. Wenn die Fixation etwas mangelhaft ausfällt, wie es z. B. manchmal in den tiefsten Partien der Bauchwandstücke der Fall sein kann, werden sie bei sonst augenscheinlich sehr gut erhaltener Struktur des Gewebes den Fibroblasten sehr ähnlich, da ihr Protoplasma sich blasser färbt und seine typische scharfe Abgrenzung leicht einbüsst. Bei jeder tadellosen Fixierung mit Z. (Fig. 13, RWz.), ZF., nach Dominici, sogar nach A. treten sie aber jedenfalls doch ganz deutlich hervor und am geeignetsten sind zu diesem Zwecke entschieden die ZEh.-Präparate, weniger die ZMbl.- und noch weniger die ATh.-Präparate, wo das Protoplasma blass bleibt.

Die ruhenden Wanderzellen des Meerschweinchens sind im Bindegewebe sehr ungleichmässig zertreut; hier und da können sie sich so zahlreich ansammeln, dass sie die Fibroblasten an Zahl zu übertreffen scheinen.

Die äussere Form, auch die Grösse des Zelleibes sind mannigfaltig, wie wir es ja auch am frischen Präparat gesehen haben. Platte, eckige, einfache Zellen wechseln mit sehr kompliziert geformten, mit Auswüchsen versehenen oder in die Länge gezogenen ab. Das charakteristische ist wieder, wie beim Kaninchen, das dunklere, dichte, scharf begrenzte Protoplasma und der kleinere, dunklere, oft nierenförmige Kern, dessen Chromatinteilchen stets gröber, als in den Fibroblastenkernen sind und der ausserdem auch noch ein paar eckige oder längliche nukleolenähnliche Körper enthält. Die Centrosomen haben das gewöhnliche Aussehen. Besondere distinkte tingible Körner im Protoplasma fehlen meistens; sie gehen also wohl zum grössten Teil bei der Fixierung verloren. In einigen Zellen kann man aber auch an fixierten Präparaten, besonders nach Dominicis JSF., doch einige spärliche

Körnchen nachweisen; sie sind den Clasmatocytenkörnchen des Kaninchens sehr ähnlich und färben sich mit Eh. tiefschwarz, mit Mbl. grünblau. Vakuolen sieht man in den normalen Clasmatocyten selten.

Auch beim Meerschweinchen sind ferner die ruhenden Wanderzellen etwas verschieden, je nach dem Platz im Gewebe, welchen sie einnehmen; zwischen Fettzellen, in der Umgebung der Gefässe, im Corium sieht man viele kleinere, zusammengepresste, auch lymphocytenähnliche amöboide Formen. Im Netz und Mesenterium sind sie auch sehr zahlreich und stark entwickelt; die meisten sind hier sehr lang ausgezogen, z. T. auch mit verästelten Ausläufern versehen; die Körnung im Protoplasma ist reichlicher.

Etwas häufiger als beim Kaninchen kommen beim Meerschweinchen, auch an tadellos fixierten Präparaten, die Zellen vor, welche den Übergang der ruhenden Wanderzellen zu den Fibroblasten vermitteln. Der Kern ist beinahe regelmässig oval, nur noch etwas dunkler als in den Fibroblasten. Der Protoplasmakörper breitet sich aus, wird heller und verliert die scharfe zackige Abgrenzung. In Betreff des Verhältnisses zu den kleinen amöboiden Wanderzellen ist dasselbe zu sagen wie für das Kaninchen.

Bei der Ratte und besonders der Maus sieht das lockere Bindegewebe an den fixierten Bauchwandschnitten überhaupt viel zellreicher aus als bei anderen Tieren. Dies hängt zum Teil von der dichten Lagerung der Fibroblasten, zum Teil aber gerade von der sehr grossen Anzahl der ruhenden Wanderzellen ab. Diese letzteren scheinen hier an vielen Stellen die Zahl der Fibroblasten sogar beinahe zu übertreffen und beherrschen das histologische Bild; besonders gilt das für das Fettgewebe und die Umgebung der Gefässe. Sie unterscheiden sich von denselben Zellen beim Kaninchen und Meerschwein durch noch grössere Mannigfaltigkeit ihres Aussehens.

An Mbl.- (besonders nach ZF- oder JSF-Fixierung) und an Eh-Präparaten sieht man, dass die ruhenden Wanderzellen auch hier kleinere, unregelmässigere und dunklere Kerne haben, als die Fibroblasten (Taf. 34, Fig. 8 RWz., Taf. 35, Fig. 16 u. 17 RWz.); der Kern kann rund, oval, nierenförmig sein; sehr oft bekommt er an der Oberfläche mehrere Einschnürungen, die sich manchmal derart vertiefen, dass amitosenähnliche Bilder entstehen; hin und

wieder trifft man sogar Ringkerne, die bei der Ratte und besonders bei der Maus merkwürdigerweise überhaupt in sehr verschiedenen Zellarten vorkommen. Im Innern des Kerns sieht man zahlreiche Chromatinkörnchen, viel gröbere als in den Fibroblasten und andererseits keine deutlichen Nukleolen. Die Form des Zelleibes ist entweder länglich oder es stellt derselbe eine grössere oder kleinere platte, breite Masse mit unregelmässigen Vorsprüngen an den Rändern vor; im übrigen wird seine Form durch die umherliegenden Elemente, z. B. durch die grossen Mastzellen (Fig. 16, Mz) bestimmt. Der Strukturcharakter des Protoplasmas ist derselbe wie beim Kaninchen und Meerschweinchen – dunkel, dicht-retikulär, scharf begrenzt. Die Centrosomen sind sehr deutlich.

Wenn wir schon beim Kaninchen und Meerschweinchen hin und wieder Übergänge von Clasmatocyten zu Fibroblasten und kleinen amöboiden Wanderzellen fanden, so trifft das für Ratte und Maus in noch höherem Grade zu: vor allem scheint das für jüngere Tiere zu stimmen. Ziemlich häufig trifft man Zellen (Fig. 17, y), die einen ziemlich grossen, nur etwas dunkleren und unregelmässiger konturierten Kern, als die Fibroblasten (Fbl.) besitzen. Das Protoplasma erscheint in die Länge gezogen oder flach ausgebreitet, ziemlich hell und seine Konturen sind schon an manchen Stellen der Zellperipherie undeutlich. Von solchen Exemplaren kann man nicht mit Bestimmtheit sagen, ob es Fibroblasten oder ruhende Wanderzellen sind. Andererseits (Fig. 16, x) findet man zahlreiche Zellen, besonders im Fettgewebe und um die Gefässe herum, die als zum Teil mobil gewordene oder mobil gebliebene Clasmatocyten bezeichnet werden müssen und durchaus den bei der Entzündung in so kolossalen Mengen auftretenden Polyblasten entsprechen. Ihr sehr dunkles, sehr scharf konturirtes Protoplasma bildet einen runden, gedrungenen Zellkörper, an dessen Peripherie man auch pseudopodienartige Auswüchse beobachten kann. Der Kern ist rundlich, mit zahlreichen Eindrücken an der Oberfläche. Solche Zellen vermitteln in allen möglichen Varianten den Übergang von lymphocytenähnlichen Wanderzellen (Fig. 16, Wz.), zu ausgebildeten ruhenden Wanderzellen, zu Clasmatocyten.

Im Corium, in der Nähe der Epidermis findet man statt der grossen Clasmatocyten massenhaft solche kleine, z. T. amöboid aussehende Zellen mit dunklem Kern zwischen den derben Collagen-

bündeln zerstreut. In den serösen Häuten findet man zahlreiche, z. T. lange Clasmatocyten.

Beim Igel sind die ruhenden Wanderzellen im lockeren Bindegewebe an fixierten Bauchwandpräparaten ziemlich spärlich, aber von sehr eigentümlichem Aussehen (Fig. 18, RWz.). Die vollständig ausgebildeten Exemplare stellen grosse, platte, runde, polygonale oder mit breiten lappenförmigen Auswüchsen am Rande versehene Zellen vor; man könnte sie am ehesten mit den sog. „epithelioiden" Zellen vergleichen. Der Kern ist gross, meist regelmässig rund oder leicht oval, stets etwas dunkler als die Fibroblastenkerne (Fbl.) und enthält auch etwas gröbere Chromatinteilchen, ausserdem aber mehrere grosse eckige nukleolenartige Körper. Neben ihm liegen die immer sehr deutlichen Centrosomen, oft in einem hellen sphärenartigen Hof. Das Protoplasma ist grobretikulär, färbt sich dunkel, besonders an der Peripherie und ist sehr scharf konturiert; dadurch erkennt man auch die beschriebenen Zellen sofort zwischen den Fibroblasten, deren Zellgrenzen meist ganz undefinirbar sind. Distincte Körnchen sind an den fixierten Präparaten nicht zu sehen, wohl kommen aber oft (Fig. 18, z.) eigentümliche schollige tingible Einschlüsse vor.

Zwischenformen zwischen diesen Zellen und den Fibroblasten sind in wechselnder Anzahl vorhanden und zeichnen sich durch allmähliches Undeutlichwerden der Zellgrenzen aus. Andererseits kommen auch die Übergangsformen von den lymphocytenähnlichen Wanderzellen zu den grossen ausgebildeten Clasmatocyten vor. Auch beim Igel sind sie am häufigsten im Fettgewebe und an den Gefässen zu treffen.

Die ruhenden Wanderzellen bei Hund und Katze sind einander sehr ähnlich. Sie sind hier im lockeren intermuskulären Bindegewebe im allgemeinen ziemlich spärlich, besonders im Vergleich z. B. mit den Befunden bei der Maus. Sie liegen gewöhnlich einzeln zwischen den collagenen Bündeln und den Fibroblasten. seltener sind sie, wie beim Kaninchen, in kleinen Gruppen oder reihenweise angeordnet. Die Form der Zellen (Taf. 34, Fig. 7 RWz., Taf. 35, Fig. 19 RWz.) ist verschieden, meistens länglich, auch spindelförmig, bei der Katze sieht man am Rande stets die schon im frischen Präparat erwähnten zackigen Vorsprünge (Fig. 7 RWz.). Beim Hund fehlen die letzteren gewöhnlich

(Fig. 19, RWz). Der Kern ist stets kleiner und dunkler als in den Fibroblasten und besonders charakteristisch ist er beim Hund (Fig. 19, RWz.), wo seine Membran, wie in Folge von Schrumpfung, fast immer gefaltet erscheint. Das dichte, retikuläre Protoplasma ist dunkel, besonders nach Eh-Färbung und während man im fixierten Präparat die bei supravitaler Nr.-Färbung sichtbaren Körnchen im allgemeinen nur selten wiederfindet, tritt die Vakuolisierung mit grosser Deutlichkeit hervor. Der ganze Zelleib ist von den kleinen hellen Vakuolen erfüllt und beim Hund kann man bei Eh-Färbung (Fig. 19 Rwz.) im Inneren derselben oft noch kleinste tiefschwarze Körnchen liegen sehen. Die beschriebene Vakuolisierung des Protoplasmas wurde bekanntlich von Marchand (23) als besonders charakteristisch für die Clasmatocyten hingestellt; da die Vakuolen aber bei der supravitalen Nr.-Färbung nur spärlich sind, andererseits die dort vorhandenen Körnchen an fixierten Präparaten nur selten und schwach hervortreten, werden sie wohl, wenigstens zum Teil, als Artefakte zu deuten sein, als Resultat der Auflösung der Körnchen. Clasmatocyten von unbestimmtem Charakter, Übergangsformen zu Fibroblasten und kleinen lymphocytenähnlichen Wanderzellen sind bei Hund und Katze nur äusserst selten zu finden.

Die im Vorhergehenden ausführlich beschriebene eigentümliche Zellform des lockeren Bindegewebes ist in früheren Zeiten, bei der Unzulänglichkeit der damaligen Untersuchungsmethoden, mit den gewöhnlichen Bindegswebezellen, den Fibroblasten immer verwechselt worden. Ranvier (36) hat als erster die Aufmerksamkeit auf sie gelenkt und sie als Clasmatocyten beschrieben. Allerdings deckt sich, wie wir sehen werden, der Ranviersche Begriff „Clasmatocyt“ nicht vollkommen mit dem, was ich darunter verstehe.

Ranvier beschrieb bekanntlich seine Clasmatocyten sowohl bei Amphibien (Triton und Frosch), als auch bei Säugetieren (Kaninchen, Ratte, Meerschweinchen), in den serösen Häuten; er fand sie nach Fixierung mit Osmiumsäure und Färbung mit Methylviolett. Nach Ranviers Schilderung sind es bei den Amphibien sehr lange, mit verzweigten Ausläufern versehene, bei den Säugern kürzere, spindelförmige Zellen, deren Protoplasma granulierte Beschaffenheit besitzt und sich nach der genannten Methode intensiv violett färbt.

Es ist sehr wichtig zu notieren, dass schon Ranvier selbst die Clasmatocyten, speziell bei den Säugetieren (36, S. 135), von den Mastzellen scharf trennt. Die Mastzellen sind nach ihm eine Varietät der Clasmatocyten, aber die Clasmatocyten sind keine Mastzellen. Dementsprechend hat Ranvier auch darauf hingewiesen, dass man bei der Ratte im grossen Netz beide Zellformen nebeneinander finden kann. Dieser scharfen Trennung zwischen Mastzellen und Clasmatocyten haben sich angeschlossen Jolly (17, 18), Marchand (23) und ich (25, 27).

Schreiber und Neumann (41) haben aber in ihrer Entzündungsarbeit die von Ranvier beim Kaninchen gefundenen Clasmatocyten für gewöhnliche Mastzellen erklärt und seitdem hat sich die Frage von den Beziehungen der Clasmatocyten zu den Mastzellen sehr schwierig gestaltet. Obwohl ich schon früher nachgewiesen habe, dass die Clasmatocyten des Kaninchens Mastzellen gar nicht ähnlich sind, dass bei der Ratte die Clasmatocyten neben typischen Mastzellen vorkommen und die letzteren endlich bei der Entzündung ganz anders reagieren, als die Clasmatocyten, findet man auch jetzt noch sehr oft Literaturangaben, die denselben Gedanken von der Identität der Clasmatocyten mit den Mastzellen verraten. So hat sich Schreiber (42, 43) wieder kategorisch in diesem Sinne geäussert und seiner Anschauung pflichtet auch Pappenheim (32, S. 165, 33, S. 268 und 271) bei.

Neuerdings haben sich Schwarz (44) und Pappenheim (33, S. 268), um die herrschenden Widersprüche in dieser Frage zu beseitigen, auf einen dualistischen Standpunkt gestellt. Sie wollen zwei Arten von Clasmatocyten annehmen. Die einen, alle die von Ranvier beschriebenen, sollen mit den Mastzellen identisch sein; die anderen, die von Marchand (23) (nur bei Säugern) beschriebenen, sollen eine besondere Zellart vorstellen, die Pappenheim „fixe ungekörnte Adventitiazellen" nennt, Schwarz für eine bestimmte Form der grossen Phagocyten, der Makrophagen erklärt. Ranvier soll also nach der Auffassung dieser Autoren einen doppelten Irrtum begangen haben: erstens soll er bei einigen Tieren die Mastzellen nicht als solche erkannt, andererseits die beim Kaninchen auftretende Zellart unrichtiger Weise mit seinen anderen Clasmatocyten resp. Mastzellen identifiziert haben.

Durch diese Stellungnahme wird jedoch, wie ich meine, erstens Ranvier Unrecht getan, zweitens die Schreiber-Neumannschen Angaben unverdienter Weise zu Ehren gebracht und drittens werden Widersprüche doch nicht beseitigt.

Erstens ist es sicher, dass Ranvier selbst, als er die Clasmatocyten im Netz des Kaninchens beschrieb, sie hier unmöglich mit Mastzellen verwechseln konnte; denn beim Kaninchen kommen, wie aus meinen obigen Beschreibungen hervorgeht, die überaus spärlichen histiogenen Mastzellen, die hier nur mit besonderen Methoden nachzuweisen sind und weder von Schreiber und Neumann, noch von Pappenheim gesehen worden sind, im Netz gar nicht vor. Dort kommen nur seltene Mastleukocyten vor und diese können ja doch nicht die von Ranvier abgebildeten (36, Taf. 7, Fig. 7) Formen vorstellen. Auch bei der Ratte hat er die Mastzellen von seinen Clasmatocyten ganz gut unterschieden.

Zweitens sind Schreiber und Neumann sicher im Unrecht, wenn sie behaupten, dass die Ranvierschen Clasmatocyten, die sie speziell beim Kaninchen untersuchten, nichts anderes seien, als Mastzellen; es mag ja möglich gewesen sein, bei scheinbarem vollkommenem Fehlen der typischen histiogenen Mastzellen beim Kaninchen anzunehmen, dass sie hier doch vorhanden sind, aber nur durch gewisse Strukturänderungen eben zu clasmatocytenähnlichen Elementen geworden sind, deren Körnchen bei Th-Färbung allerdings mitunter einen schwachen rötlichen Schimmer bekommen können. Jetzt aber, wo man an ATh-Präparaten typische Mastzellen beim Kaninchen, ganz ebenso wie bei den anderen Tieren, nachweisen kann, ist dieser Annahme jeder Grund entzogen. Es entspricht also nicht den Tatsachen, wenn auch Pappenheim (33, S. 268) meint, die Ranvierschen gekörnten Clasmatocyten seien nichts weiter, als Mastzellen und seien den Marchandschen Clasmatocyten gegenüberzustellen. Marchand (23) behauptet ja gerade selbst ganz klar und deutlich, dass die von ihm untersuchten Zellen mit den Ranvierschen Clasmatocyten identisch sind und er hebt auch speziell gegen Schreiber und Neumann hervor, dass die in ihnen vorhandenen Körnchen mit den Mastzellenkörnchen gar nicht zu vergleichen sind.

Drittens gelangt Schwarz, der auf dualistischem Standpunkte steht, in seiner Arbeit zu einem in die Augen springenden

Widerspruch. Meine früheren Angaben ganz bestätigend, beschreibt er sehr genau die Clasmatocyten des Kaninchennetzes und ihre Veränderungen bei der Entzündung. Andererseits stimmt er aber indirekt Schreiber und Neumann bei, da er im Netz der Ratte keine Clasmatocyten, nur Mastzellen findet. Das letztere ist mir ganz unverständlich; denn die Clasmatocyten bei der Ratte sind nicht weniger deutlich, als beim Kaninchen und von Ranvier (36) und Jolly (17, 18) schon längst neben den Mastzellen gesehen worden. Es wäre ja auch a priori unwahrscheinlich, dass eine Zellart, die beim Kaninchen so grosse Verbreitung hat, bei der Ratte ganz und gar fehlen sollte.

Ich glaube, dass wenigstens ein Teil der Widersprüche daher gekommen ist, dass die meisten Autoren bei dem scheinbaren vollkommenen Fehlen der Mastzellen beim Kaninchen der Körnung der Clasmatocyten, die gerade bei diesem Tier besonders reichlich und leicht zu konservieren ist, eine zu grosse Aufmerksamkeit geschenkt haben. Ausserdem ist es sicher, dass Ranvier in einer Beziehung Unrecht hat. Sein Fehler besteht meiner Meinung nach darin, dass er die von ihm zuerst bei den Säugetieren entdeckten und hier ganz richtig von den Mastzellen unterschiedenen Clasmatocyten, die unbedingt dieselbe Zellart sind, wie die von Marchand, Jolly und mir als Clasmatocyten bei den Säugetieren beschriebenen Elemente, fälschlicher Weise in eine Gruppe stellte mit den von ihm bei den Amphibien als Clasmatocyten beschriebenen Zellen. Auf Grund von noch nicht publizierten Befunden, die Herr stud. med. N. Lebedeff unter meiner Leitung gemacht hat, ist es für mich vollständig klar, dass die von Ranvier bei den Amphibien als Clasmatocyten beschriebenen Zellen, wie es auch schon früher Jolly (17, 18) erkannt hatte, nichts anderes sind, als Mastzellen und den Ranvierschen Clasmatocyten bei den Säugern nicht entsprechen. Die Ranvierschen Clasmatocyten der Amphibien sind also ganz gewöhnliche histiogene Mastzellen, nur erreichen sie, namentlich beim Triton und Axolotl (viel weniger aber beim Frosch) eine ungewöhnliche Grösse und besitzen hier sehr lange, stark verzweigte Ausläufer; sie entsprechen voll und ganz, in jeder Beziehung, ausser ihrer äusseren Form, den gewöhnlichen oben beschriebenen histiogenen Mastzellen der Säugetiere.

Auf die Frage, ob die Amphibien dann aber auch im Bindegewebe eine den Clasmatocyten der Säuger entsprechende Zellart aufzuweisen hätten, kann ich vorläufig antworten, dass nach den Befunden Lebedeff's dort sicher in sehr wechselnder Anzahl ungekörnte, einkernige Wanderzellen von sehr verschiedener Grösse vorkommen, die sich da oder dort niederlassen, sich dabei stark in die Länge strecken und reichlich verzweigte Ausläufer bilden. Nur diese „ungekörnten" Clasmatocyten der Amphibien würden also den Clasmatocyten, den ruhenden Wanderzellen der Säugetiere tatsächlich entsprechen.

Was die vor kurzem von Renaut (37—39) auf Grund von supravitaler Nr.-Färbung als „Cellules rhagiocrines" beschriebene neue Zellform des Bindegewebes betrifft, so stellt sie meiner Meinung nach sicher zum grössten Teil dieselben Clasmatocyten vor. Renaut begeht übrigens auch denselben Fehler wie Ranvier, indem er die Ranvier'schen Clasmatocyten der Amphibien (gewöhnliche histiogene Mastzellen) mit den Clasmatocyten der Säuger identifiziert. Wenn er durch den Befund von nach Nr.-Färbung roten Körnchen in den Sehnenzellen dieselben sämtlich für rhagiocrine Zellen erklärt, so brauche ich nur darauf hinzuweisen, dass Arnold (4) in den Fibroblasten, auch in den Corneazellen ebenfalls mittelst Nr. rote Körner darstellen konnte; solche Körner an und für sich haben also keine sehr grosse Bedeutung.

So hätten wir also bei den Säugetieren die Clasmatocyten als eine besondere typische Zellart erkannt, die sich sowohl von den Fibroblasten, als auch von den Mastzellen durch bestimmte Merkmale unterscheidet; speziell zu den letzteren haben sie im erwachsenen Organismus keinerlei Beziehungen. Ebenso, wie die Fibroblasten und Mastzellen, kommen sie bei allen untersuchten Säugetieren konstant vor.

Der Name „Clasmatocyt" rührt von Ranvier her; er hat ihn deswegen gewählt, weil er an den Enden der granulierten Zellausläufer Abschnürung von Protoplasmateilchen mit nachfolgender Auflösung derselben in der Gewebsflüssigkeit beobachtet hatte — ein Vorgang, den er Clasmatose nennt und den er als echte physiologische merokrine Drüsentätigkeit der betreffenden Zellen ansieht. Nun hat er aber die Clasmatose vornehmlich an den Clasmatocyten der Amphibien beobachtet — diese Zellen

sind aber, wie wir gesehen haben, einfache Mastzellen und entsprechen nicht den Clasmatocyten der Säuger. Bei diesen letzteren beschrieb aber Ranvier selbst den Vorgang der Clasmatose nicht genauer; aus der ganzen oben angeführten Beschreibung kann man auch keine Anhaltspunkte für die Existenz einer solchen bei den Säugern gewinnen. Dann aber kann auch der Name „Clasmatocyt" für die beschriebene eigentümliche Zellart nicht mehr passend sein. Deswegen stimme ich Schwarz durchaus bei, wenn er vorschlägt, den Namen Clasmatocyt ganz fallen zu lassen.

Für die Ranvierschen Zellen bei den Amphibien gibt es schon einen Namen — Mastzellen; für die von Ranvier bei den Säugetieren als Clasmatocyten beschriebene, uns jetzt interessierende Zellform wäre ein anderer passender Name zu wählen. Ich würde vorschlagen, die Zellen als „ruhende Wanderzellen" zu bezeichnen. Die Begründung dafür werde ich gleich näher zu erörtern versuchen.

Wir haben gesehen, dass die histiogenen Mastzellen der Säugetiere, im erwachsenen Organismus wenigstens, eine scheinbar ganz isolierte Zellart sind, die sich nötigenfalls wahrscheinlich nur selbständig durch Mitosen der schon existierenden, granulierten Zellen regeneriert. Für die Annahme einer Neubildung histiogener Mastzellen aus ungekörnten Vorstufen (Lymphocyten, Polyblasten) haben die normal-histologischen und die experimentell-pathologischen Untersuchungen bei den Säugern keine genügenden Anhaltspunkte gegeben.

Anders steht es mit den Clasmatocyten. Ihre nahen Beziehungen zu den einkernigen kleinen runden Wanderzellen sind auch im erwachsenen Organismus unverkennbar. Schon Ranvier hat gleich in seiner ersten Arbeit über die Clasmatocyten behauptet, dass sie sich aus den gewöhnlichen lymphatischen Zellen bilden, die überall im Organismus umherwandern. Nach Emigration aus den Blutgefässen vergrössern sie sich, verlieren die Beweglichkeit, werden polymorph und erscheinen dann als Clasmatocyten.

Eine ganz ähnliche Anschauung über die Entstehung der Clasmatocyten vertreten auch Jolly (17, 18) und Dominici (7, 8). Die Clasmatocyten sind nach ihnen fixe Ruhestadien mobiler leukocytoider Zellen, — aus einer kleinen rundkernigen amöboiden

Wanderzelle, einer „Lymphzelle“, entsteht allmählich durch Wachstum, Immobilisierung und Streckung der sessile Clasmatocyt.

Die Frage, die diese Autoren unentschieden lassen, ist bloss die: Was stellt diese ursprüngliche einkernige kleine Wanderzelle vor? Ist es eine „histiogene Wanderzelle“, oder einfach ein hämatogener, emigrierter Lymphocyt? Sie scheinen die erste Annahme für wahrscheinlicher zu halten. An eine progressive Entwicklung der einkernigen Blutleukocyten wollen sie doch nicht glauben und räumen diese Möglichkeit nur einer histiogenen Wanderzelle ein. Übrigens scheint Dominici in seinem letzten kurzen Artikel (8) diesen seinen Standpunkt doch verändert zu haben.

Die unzweifelhaft bestehenden genetischen Beziehungen der Clasmatocyten zu den kleinen amöboiden Wanderzellen suchen andere Autoren bekanntlich gerade im entgegengesetzten Sinne zu erklären. Hierher gehören z. B. Marchand und Pappenheim (32, S. 408). Marchand hält die Clasmatocyten für eine besondere Art von indifferenten Bindegewebszellen, die von früh an im Bindegewebe auftreten und sowohl unter normalen, als auch besonders unter pathologischen Bedingungen phagocytische, leukocytoide und lymphoide Zellen verschiedener Art hervor bringen können. Durch Übertritt in die Gefässe können solche Zellen wahrscheinlich auch echte Blutleukocyten liefern. Pappenheim vertritt in seinen Schriften bekanntlich auch den Standpunkt, dass die bei Entzündung im Granulationsgewebe auftretenden leukocytoiden Formen in ähnlicher Weise aus Gewebselementen entstehen, wie es Marchand annahm, und nicht aus den emigrierten Leukocyten.

Ich selbst habe schon in meiner ersten Arbeit über Entzündung (25) die Frage des normalen Bindegewebes gestreift und mit aller Entschiedenheit betont, dass die Clasmatocyten unzweifelhaft in innigsten genetischen Beziehungen zu den einkernigen, kleinen Wanderzellen des Bindegewebes stehen; diese letzteren erklärte ich aber damals, ebenso wie jetzt, für identisch mit den Lymphocyten des Blutes.

Wenn wir wieder zum Tatsachenbestand zurückkehren und ihn prüfen, so ist erstens für den erwachsenen Tierkörper nach den oben mitgeteilten Befunden folgendes festzustellen: im normalen, lockeren Bindegewebe kommen Übergangsformen von den

kleinen lymphocytenähnlichen Wanderzellen zu ausgebildeten Clasmatocyten vor. Wie sind nun diese Formen zu deuten? Woher stammen die Clasmatocyten? Sind es histiogene oder hämatogene Elemente?

Es ist gewiss immer eine missliche Sache, nur auf Grund von „Übergangsformen“ Schlüsse über Histiogenese zu ziehen. Immerhin ist meiner Meinung nach die Annahme einer progressiven Entwicklung der kleinen Wanderzellen zu den grossen Clasmatocyten schon von vornherein plausibler, als die umgekehrte Voraussetzung. Denn ein grosser Clasmatocyt könnte eigentlich auch nach Marchand und Pappenheim kleine Wanderzellen nur durch mitotische Teilung erzeugen; vereinzelte Mitosen in den Clasmatocyten und den kleinen lymphocytenähnlichen Wanderzellen sind zwar sicher hin und wieder zu finden, aber einen Beweis für die letzte Annahme können sie doch nicht abgeben.

Eine direkte Antwort auf die aufgeworfene Frage kann nun erstens durch embryologische, zweitens durch experimentell-pathologische Untersuchungen gegeben werden.

Meine eigenen embryologischen Untersuchungen sind, wie gesagt, noch nicht abgeschlossen, soviel ich aber bis jetzt die Resultate übersehen kann, sind dieselben viel eher im Sinne meiner Auffassung zu verwerten.

In den frühen Entwicklungsstadien besteht das embryonale Bindegewebe aus fixen Elementen und aus zuerst spärlichen, dann immer zahlreicheren runden Wanderzellen — Saxers „primären Wanderzellen.“ Während nun die ersten sich allmählich zu Fibroblasten ausbilden, stellen die letzteren einen besonderen, äusserst variablen und mit höchster Entwicklungspotenz ausgestatteten Zellstamm indifferenter, mobiler Elemente vor. Nach der Spaltung des Mesenchyms in die zwei genannten Zellstämme, tritt eine selbständige Vermehrung in beiden ein, eine vollkommene Trennung der beiden braucht aber daraus nicht zu resultieren. Je mehr die Fibroblasten sich weiter entwickeln und faserige Zwischensubstanz ausarbeiten, desto mehr müssen sie von ihrer Umwandlungsfähigkeit verlieren; im erwachsenen Organismus stellen sie dementsprechend hoch in spezieller Richtung differenzierte Elemente vor. Es müsste noch genauer untersucht werden, wann die Zellen des Fibroblastenstammes die Fähigkeit zur Rückkehr in den indifferenten Zustand endgiltig verlieren.

Der andere Stamm, der Stamm der Wanderzellen im weitesten Sinne, bleibt aber, wenigstens zum Teil, für immer in indifferentem Zustande und behält die Fähigkeit, sich in sehr verschiedenen Richtungen zu entwickeln.

Die Saxerschen primären Wanderzellen werden jetzt allgemein für die Urformen sowohl der Erythrocyten, als auch der Leukocyten anerkannt. Die ersten Leukocyten entstehen extravasculär, im primären Bindegewebe, im Mesenchym und zwar an vielen Stellen im Körper zugleich. Erst später treten sie im Blute auf und erst später wird ihre Bildung auf bestimmte Organe lokalisiert.

Heutzutage nehmen ferner die meisten Forscher, unter anderen auch Pappenheim, an, dass auch im erwachsenen Organismus in diesen speziell für die Blutbildung eingerichteten Organen eine ganz indifferente Zellform für immer erhalten bleibt, aus der sowohl die hämoglobinhaltigen, als auch die hämoglobinlosen Zellen entstehen können. Als diese einfachste, indifferente Zellform wird der Lymphocyt angesehen.

Sogar die dürftigen, uns heute zur Verfügung stehenden embryologischen Erfahrungen machen es also wahrscheinlich, dass es überhaupt von Anfang an nur eine Art von Wanderzellen im Körper gibt und dass man keine histiogenen und hämatogenen unterscheiden kann. Alle sind eigentlich in letzter Instanz histiogen. Da sich die Wanderzellen überall wo sie liegen selbständig mitotisch vermehren können, so wäre es theoretisch möglich, sich eine lymphocytenähnliche Wanderzelle im normalen, lockeren Bindegewebe im erwachsenen Organismus vorzustellen, die im Blute niemals gewesen ist. Aber auch diese in diesem Sinne streng histiogene Zelle könnte man doch weder morphologisch, noch histiogenetisch einer anderen, ganz ähnlichen, als etwas Anderwertiges gegenüberstellen, bloss weil diese zweite als echter aus den blutbildenden Organen stammender Lymphocyt durch Emigration aus den Blutgefässen in das Gewebe gelangt ist.[1] Beide Zellen wären durchaus gleichwertig.

Wenn man nun das embryonale Bindegewebe in verschiedenen aufeinanderfolgenden Stadien weiter untersucht, gewinnt man die Überzeugung, dass die primären Wanderzellen

[1]) Dass Lymphocytenemigration stattfindet, glaubt jetzt, nach meinen, Helly's und Schwarz's Untersuchungen auch Pappenheim (33, S. 271).

Saxers (die sich zum Teil in sehr frühen Stadien in histiogene Mastzellen verwandeln) in letzter Instanz auch der Ausgangspunkt für die Clasmatocyten sind. Die Bilder, die man beim Studium der embryonalen Histogenese bekommt, entsprechen manchmal ausserordentlich den Bildern bei der entzündlichen Neubildung von Bindegewebe. Die zuerst runden Wanderzellen werden mit der Zeit protoplasmareich, polymorph und fixieren sich da oder dort im Bindegewebe, auch in der Umgebung der Gefässe, als Clasmatocyten, die sich von den Fibroblasten scharf unterscheiden und in deren Protoplasma später sich auch die beschriebene Körnung allmählich anhäuft.[1])

Wenn die ersten Clasmatocyten zum grössten Teil direkt aus Wanderzellen entstehen, die im Blute als Lymphocyten nie zirkuliert haben, und diese Zellen sich auch künftighin selbständig vermehren können, gesellt sich später sicher doch noch ein weiterer Bildungsmodus hinzu. Wanderzellen, die inzwischen in den für besonders intensive, zentralisierte Zellproduktion eingerichteten Organen entstanden sind (in letzter Instanz aber doch von denselben primären Wanderzellen stammen), treten bei ihrer Zirkulation aus den Blut- und Lymphgefässen wieder in das Gewebe heraus, wandern umher und bleiben da oder dort als Clasmatocyten liegen. Dieser Bildungsmodus ist auch im erwachsenen Organismus jederzeit möglich.

Die pathologischen Untersuchungen verleihen der geschilderten Anschauungsweise eine weitere Stütze. Hier sind die Verhältnisse der Clasmatocyten und der Wanderzellen von mir bereits genau untersucht worden (25—28) und meine Befunde fanden Bestätigung von Helly (14), Schwarz (44), K. Ziegler (48) u. a.

Bei jeder Entzündung kehren die Clasmatocyten rasch in ihren ursprünglichen amöboiden Zustand zurück. Sie runden sich ab und werden mobil, während die Fibroblasten trotz der intensiven Wucherung das bleiben, was sie sind und keine leukocytoiden Zellen liefern.

[1]) Ob die Körnung in den Zellen, wie es Schwarz (44) und Pappenheim (33, S. 268) meinen, durch exogene Phagocytose entsteht, ist fraglich. Ich habe selbst Bilder, die das direkt beweisen würden, nur sehr selten getroffen. Ich habe dagegen schon früher (25, S. 138) auf die wahrscheinliche Verwandtschaft der Clasmatocytenkörnung beim Kaninchen mit dem Blutpigment hingewiesen.

An den zwei beigegebenen Zeichnungen (Taf. 35, Fig. 14, Fig. 15 RWz.', Plb.), die diese Veränderungen in der Umgebung einer ins lockere Bindegewebe des Meerschweinchens eingeführten Celloidinkammer nach 8 und 19 Stunden vorstellen, sieht man das Erwähnte sehr deutlich. In Fig. 14 ist das Protoplasma des Clasmatocyten dunkler geworden, es enthält viele Vakuolen, die vielleicht durch Auflösung der Körnung intra vitam entstanden sind und die Zellkonturen treten noch schärfer hervor, als im normalen Zustande. An solchen Präparaten, wo die Clasmatocyten zu „erwachen" beginnen, kann man sie von den Fibroblasten sofort schon bei schwacher Vergrösserung unterscheiden. Weiter zieht sich das Protoplasma der Clasmatocyten noch mehr zusammen (Fig. 15 RWz.'), es treten amöboide Bewegungen auf, und man bekommt grosse phagocytische Zellen, die Makrophagen Metschnikoffs und Dominicis meine Polyblasten (Fig. 15 Plb.). Zugleich treten jedoch, wie ich es in meinen Entzündungsarbeiten ausführlich dargetan habe, auf dem entzündeten Gebiet in kürzester Zeit massenhaft auch neue Wanderzellen auf — sämtlich aus den Blutgefässen emigrierte Lymphocyten; sie vergrössern sich sehr rasch und verwandeln sich ebenfalls in grosse amöboide einkernige Zellen, die sich mit den aus den Clasmatocyten entstandenen vermischen und von ihnen nicht mehr unterschieden werden können. Warum diese zwei so verschieden aussehenden Zellarten, die Clasmatocyten und die Blutlymphocyten, schliesslich ein und dieselbe Zellart liefern, — ich nannte alle diese amöboiden, auf dem Entzündungsfelde tätigen Zellen „Polyblasten" — ist klar: beide sind ja eigentlich ein und dasselbe, nur lag der Clasmatocyt schon seit langer Zeit im Bindegewebe und hat sich hier schon früher zu einer grossen, fixen Zelle ausgebildet, die dann im Fall eines entzündlichen Reizes sofort erwacht.[1]) Die

[1]) Diese Vorstellung von der Entstehungsweise der amöboiden Zellen bei Entzündung hat nach Erscheinen meiner Arbeit viele Anhänger gefunden. Aber auch die gegenteilige Meinung, die den hämatogenen Zellen keine progressive Entwicklungsfähigkeit bei Entzündung einräumen will, findet hin und wieder noch ihre Vertreter. So will in der letzten Zeit Pröscher (34) in seinen experimentellen Untersuchungen über die Exsudatzellen die Entstehung von lymphocytenähnlichen Wanderzellen aus Peritonealendothelien bewiesen haben. Mir scheint dieses Resultat sehr zweifelhaft zu sein, besonders weil der Verfasser selbst bei geringer Versuchsänderung — bei Anwendung verdünnterer Toxine — die Blutlymphocyten doch emigrieren lässt.



Polyblasten bleiben, wie ich gezeigt habe, in dem entstehenden Narbengewebe für immer, als integrierende Bestandteile desselben; sie werden dabei wieder sessil, polymorph und diese sessilen Polyblasten des Narbengewebes entsprechen nicht nur morphologisch, sondern auch in Wirklichkeit nach ihrer Genese den normalen Clasmatocyten des normalen Bindegewebes. Unter pathologischen Verhältnissen wird also das neue Gewebe aus denselben Elementen und auf dieselbe Weise erzeugt, wie beim Embryo.[1])

Die Gründe für die Ersetzung der Bezeichnung „Clasmatocyten" durch „ruhende Wanderzellen" habe ich also klargestellt.

Wie sind nun die oben beschriebenen spärlichen Uebergangsformen von den ruhenden Wanderzellen zu den Fibroblasten aufzufassen?

Ich bin der Meinung, dass wir absolut keinen Grund dafür haben, die Möglichkeit der Verwandlung einer ruhenden Wanderzelle in einen Fibroblasten direkt auszuschliessen. Wenigstens habe ich bei meinen Untersuchungen über Entzündung (25, S. 162, 27, S. 110—111) ganz unzweifelhafte Anhaltspunkte dafür gewonnen, dass ein gewisser geringer Teil der sessilen Polyblasten im Narbengewebe sich mit der Zeit mehr oder weniger vollkommen dem Fibroblastentypus nähern kann. Dasselbe möchte ich auch für das normale Gewebe annehmen. Da oder dort können vielleicht einzelne ruhende Wanderzellen sich auch mehr oder weniger in ihrem Habitus den Fibroblasten anschliessen. Auch während der embryonalen Entwicklung kann vielleicht dasselbe sogar in noch grösserem Maßstabe vorkommen.

Selbstverständlich muss man Folgendes im Auge behalten. Wenn man im lockeren Bindegewebe des erwachsenen Organismus die oben beschriebenen Uebergangsformen von den kleinen lymphocytenähnlichen Wanderzellen zu den grossen ruhenden Wanderzellen einerseits und von den letzteren zu den Fibroblasten andererseits vorfindet, so braucht und darf man nicht gleich an

---

[1]) Ich verstehe es nicht recht, warum Dominici (8) in seinem letzten Artikel behauptet, ich wäre inbezug auf den Übergang der Wanderzellen in fixe Zellen absolut im unklaren geblieben. Seine eigenen Resultate über die angebliche Verwandlung der Wanderzellen in alle möglichen Zellarten, sogar in Endothelzellen, werden erst nach Erscheinen der angekündigten ausführlichen Arbeit geprüft werden können.

einen tatsächlich fortwährend stattfindenden Uebergang der einen Zellform in die andere denken. Der Stoffwechsel im Bindegewebe verläuft träge, degenerierende Zellformen sind normalerweise kaum jemals zu finden — sicher muss also auch das Regenerationsbedürfnis gering sein. Die beschriebenen verschiedenen morphologischen Eigenschaften der einzelnen Zellen, speziell die erwähnten Uebergangsformen, sind vor allem der sichtbare Ausdruck der auf verschiedenen Stufen stehen gebliebenen differenzierenden Entwicklung.

6. Kleine amöboide Wanderzellen.

Ueber diese Zellen habe ich nicht mehr viel zu sagen. Ich habe sie im lockeren Bindegewebe bei allen Tieren gefunden, stets in sehr wechselnder Anzahl (Taf. 34, Fig. 7 und 11 Wz., Taf. 35, Figg. 12, 16, 18 Wz.) Sie sind in allen Grössen vorhanden; von den kleinsten, lymphocytenähnlichen, sieht man alle Uebergänge zu grösseren Zellen, die den einkernigen Leukocyten des Blutes entsprechen und weiter noch mehr wachsen können. Je grösser die Zelle, desto deutlicher tritt gewöhnlich die exzentrische Lage des Kerns und das Mikrozentrum hervor; hin und wieder trifft man auch Mitosen. In besonders grossen Mengen sind sie in der Umgebung der Gefässe und zwischen den Fettzellen vorhanden; auch in den oberflächlichsten Schichten des Coriums sind sie häufig, im allgemeinen aber sehr ungleichmässig verteilt. Sehr zahlreich sind sie immer in den serösen Membranen, besonders im Netz. Wenn man die Peritonealflüssigkeit untersucht, so stellt es sich heraus, dass ihre zelligen Elemente bei allen Tieren in der Hauptsache, bei einigen (Kaninchen) ausschliesslich, ebenfalls aus diesen Wanderzellen bestehen. Hier findet man alle Uebergänge von den kleinsten lymphocytenähnlichen Formen zu ganz grossen einkernigen, kugelförmigen, wohl sicher amöboiden Zellen, die durchaus meinen bei der Entzündung auftretenden Polyblasten oder Metschnikoffs Makrophagen entsprechen. Beim Kaninchen fand ich in diesen sehr grossen Zellen der Peritonealflüssigkeit nicht selten auch Mitosen und zweikernige Exemplare waren ebenfalls keine Seltenheit.

Es wäre überflüssig, nach dem oben Gesagten ausführlicher zu erörtern, welche Gründe mich zu der Annahme führen, dass



alle diese Wanderzellen, die des Peritoneums nicht ausgeschlossen, von den einkernigen ungekörnten Leukocyten des Blutes und der Lymphe, den Lymphocyten im allgemeinen, morphologisch und genetisch nicht zu unterscheiden und nicht zu trennen sind. Obwohl sich diese Wanderzellen des Bindegewebes und der serösen Höhlen, wie gesagt, auch selbständig, in loco, vermehren können, erhalten sie beständig neuen Zuzug aus den Blut- und Lymphgefässen, durch die sie andererseits stets auch wieder aus dem Gewebe abgeführt werden. Natürlich kann man nicht erwarten, in den Präparaten von normalem Bindegewebe Emigrationsbilder oft zu finden. Sind doch die letzteren selbst bei der Entzündung nur in den frühesten Stadien stets in grosser Menge in den Präparaten vorhanden. Immerhin habe ich einmal im Netz des Hundes eine ganz unzweideutige Emigration eines Blutlymphocyten gesehen.

7. Plasmazellen.

Die unter diesem Namen heutzutage bekannte Zellform des Bindegewebes ist zuerst von Unna in der entzündeten Haut bei Lupus entdeckt worden. Die Plasmazellen schienen zuerst speziell pathologische Zellformen zu sein, sehr bald stellte es sich aber heraus, dass sie auch im normalen Organismus verschiedener Tiere vorkommen.

Ihre morphologischen Eigenschaften sind allgemein bekannt und ich brauche sie deswegen nicht ausführlicher zu beschreiben, besonders weil ich dies schon an anderen Stellen (25, S. 139 u. ff.) gemacht habe, wo auch die Literatur ausführlich berücksichtigt worden ist. Die Plasmazellen sind meist rundliche oder polygonale, scharf konturierte Zellen, die eine verschiedene Grösse erreichen können; von ganz kleinen, die Grösse eines Lymphocyten kaum überschreitenden Exemplaren gibt es Uebergänge zu grossen, schönen Zellen. Solche ganz grosse Exemplare scheinen jedoch im normalen Organismus nicht vorzukommen; sie treten nur bei chronischen entzündlichen Zuständen im Bindegewebe auf. Die bei normalen Tieren vorkommenden (Taf. 34, Fig. 11 Plz.) haben auch meistens ganz glatte Konturen des Zelleibes, und scheinen hier unbeweglich zu sein; im Narbengewebe (25, Taf. V u. XI Plz.) sind hingegen die grossen Plasmazellen oft mit zahlreichen zierlichen Auswüchsen an der Oberfläche versehen, sodass die

Annahme einer amöboiden, wenn auch sehr langsamen Bewegung in diesem Falle naheliegend erscheint.

Die am meisten charakteristische Eigenschaft der Plasmazellen besteht darin, dass ihr retikuläres Protoplasma sich sehr intensiv mit den meisten Farben, besonders aber mit basischen Anilinfarben, wie Mbl., Pyronin etc. tingiert. Eine echte Körnung ist aber nicht vorhanden: die sich intensiv färbende Substanz (Granoplasma nach Unna) verleiht bloss dem retikulären protoplasmatischen Gerüstwerk, seine Fäden und Balken verdickend, eine typische, unregelmässig fleckige Beschaffenheit, die von v. Marschalko seiner Zeit als „krümelig" bezeichnet wurde. Ferner zeichnen sich die Plasmazellen (Fig. 11, Plz.) stets durch die besonders starke Färbung der Peripherie des Zelleibes aus, während im Zentrum ein mehr oder weniger scharf begrenzter hellerer Hof zu bemerken ist. Dieser Hof ist, wie ich es gezeigt habe (25, S. 143), nichts anderes, als ein hoch entwickelter Centrosomenapparat. Die Centrosomen sind in der Mehrzahl vorhanden — die einzelnen, im hellen Hof zerstreuten Körnchen sind dann durch deutliche lange Centrodesmosen miteinander verbunden. Bei den Plasmazellen im normalen Organismus stellen jedoch die Centrosomen meistens ein einfaches, in der Mitte des hellen Hofes liegendes Körnerpaar vor. Der Kern der Plasmazellen ist nicht minder typisch; er ist verhältnismässig klein, fast immer regelmässig kugelrund oder höchstens oval, liegt exzentrisch neben dem hellen Hof und enthält grobe, sehr dunkle, eckige, an der Innenfläche der Membran in gleichmässigen Abständen voneinander liegende Chromatinkörner; er färbt sich immer sehr dunkel, besonders mit Eh

Im normalen lockeren Bindegewebe der Bauchwand waren Plasmazellen bei den von mir untersuchten Säugetieren nur in einigen Fällen vorhanden und auch dann wurden sie nur in geringer Anzahl, z. B. zwischen den Fettzellen (bei der Maus) gefunden.[1]) Im Bindegewebe mancher anderer Körperteile und Organe waren sie jedoch bei allen Tieren zu finden. Bei jeder Tierart scheinen sie immer in ganz bestimmten Stellen besonders zahlreich vorzukommen. Immer fand ich sie in den blutbildenden Organen, in Knochenmark, Milz, Lymphdrüsen. Besonders in den

[1]) Bei einem von mir untersuchten normalen Huhn fand ich im lockeren Bindegewebe sehr viele Plasmazellen.



letzteren sind sie z. B. bei der Maus und der Ratte in den Marksträngen äusserst zahlreich, obwohl sie hier auch nur eine geringe Grösse erreichen. Im Bindegewebe der Dünndarmschleimhaut habe ich sie auch bei keinem der untersuchten Tiere vermisst, obwohl ihre Zahl hier stark wechselt. Manchmal findet man sie merkwürdigerweise ganz constant in gewissen Organen, die gar keine Beziehung zur Blutbildung haben — so kommen sie z. B. stets massenhaft im interstitiellen Gewebe der Glandula retrolingualis desHundes vor, wo sie von mir schon früher beschrieben worden sind (24).

Das normale Netz des Kaninchens stellt bekanntlich oft, aber durchaus nicht immer, eine reiche Fundgrube von schönen Plasmazellen vor (Fig. 11 Plz.). Sie sind hier im allgemeinen stets kleiner, als in pathologischen Fällen und bilden dichte Ansammlungen in der nächsten Umgebung der Gefässe. Seltener erscheinen sie einzeln in der Umgebung der letzteren zerstreut.

Ueber die Entstehung der Plasmazellen sind bekanntlich die Ansichten der Forscher noch bis jetzt geteilt. Die ursprüngliche Lehre Unnas über die direkte Entstehung der Plasmazellen aus gewöhnlichen Bindegewebszellen, aus Fibroblasten, durch Granoplasmaanhäufung, kann jetzt wohl als ganz aufgegeben gelten. Heutzutage herrschen hauptsächlich nur zwei Meinungen. Nach der einen (Marchand, Pappenheim 30, 32, S. 414, z. T. auch Schwarz 44) sollen die Plasmazellen histiogenen Ursprungs sein — sie sollen aus gewissen fixen Bindegewebselementen, vor allem den Marchand'schen Adventitiazellen (also nach obiger Auseinandersetzung den Ranvier'schen Clasmatocyten, meinen ruhenden Wanderzellen) durch mehrfache Teilung entstehen, wobei sich der Charakter der Zellen ganz ändert und im Zelleib Granoplasma, die tingible Substanz angehäuft wird. Nach der anderen (v. Marschalko, Justi, Schottländer, Krompecher, Maximow, Schlesinger, K. Ziegler, z. T. Schwarz) stellen die Plasmazellen nichts weiter, als Lymphocyten vor, die durch Emigration aus den Blutgefässen oder auf anderem Wege in das Bindegewebe gelangt sind und sich dort progressiv in spezieller Richtung entwickelt haben.

Sicher ist, dass die zweite Anschauung immer mehr und mehr Anhänger gewinnt; ich habe mich von Anfang an (25) ganz entschieden für die Entstehung der Plasmazellen unter patho-

logischen Verhältnissen aus Lymphocyten ausgesprochen und versucht, diese Anschauung nach Möglichkeit durch Tatsachen zu begründen; meine damaligen Ausführungen brauche ich hier nicht zu wiederholen. Ich hebe bloss von neuem wieder hervor, dass es einerseits noch niemanden gelungen ist zu demonstrieren, wie aus einer fixen Zelle, meinetwegen einem adventitiellen Clasmatocyten, durch rasche Wucherung eine Brut von jungen Plasmazellen entsteht. In den Präparaten fehlen eben die dazu unbedingt notwendigen Beweise einer intensiven Wucherung mit rascher Charakteränderung der Zellen ganz und gar. Andererseits ist es in den Fällen, wo bei Entzündung im Bindegewebe in kurzer Zeit zahlreiche und grosse perivasculäre Plasmazellenherde entstehen, leicht möglich, alle nur erwünschten Übergänge von kleinen, eben erst emigrierten, noch ganz lymphocytenähnlichen Zellen (den jungen Polyblasten) zu grossen, typischen Plasmazellen in ein und demselben Gesichtsfeld zu demonstrieren. In meiner letzten Arbeit über Eiterung (28), wo ich eine besonders rasche Plasmazellenentwicklung beobachten konnte, ist es mir auch gelungen, in solchen Herden junger, sich entwickelnder Plasmazellen die unzweideutigste Emigration von Lymphocyten aus den Blutgefässen zu konstatieren.

Da die Plasmazellen im normalen Organismus nur sehr spärlich sind und selbstverständlich nicht so rasch und so massenhaft entstehen wie bei der Entzündung, ist es auch kaum zu erwarten, dass sich auch hier Emigrationsbilder von Lymphocyten in den Plasmazellenherden werden finden lassen. Solches ist aber auch gar nicht nötig; denn alle histologischen Tatsachen können auch hier ausschliesslich nur in dem Sinne gedeutet werden, dass sich Plasmazellen direkt durch Hypertrophie und Reifung aus gewöhnlichen Lymphocyten, resp. aus den einkernigen, kleinen, runden, amöboiden Wanderzellen des Bindegewebes entwickeln. Überall, wo es Lymphocyten gibt, können nötigenfalls auch Plasmazellen entstehen. Ob diese Lymphocyten aus dem Blute emigriert sind, oder im Bindegewebe als kleine Wanderzellen umherkriechen, oder endlich in den blutbildenden Organen in ungezählten Mengen angesammelt liegen, ist gleichgültig; nach den oben angeführten Erörterungen haben wir im Organismus keine histiogenen und hämatogenen Lymphocyten zu unterscheiden, sondern es sind überall dieselben undifferenzierten Wanderzellen.

Wie kann man überhaupt die grossen ruhenden Wanderzellen, die Clasmatocyten Ranviers und Marchands (Fig. 11, RWz.) im normalen erwachsenen Organismus mit den daneben liegenden Plasmazellen (Plz.) in genetische Beziehungen zu einander bringen? Beide Zellarten gehören natürlich, im Gegensatz zu den Fibroblasten, dem grossen Stamm der Wanderzellen an. Beide stellen aber die Endpunkte zweier in ganz verschiedener Richtung verlaufender Entwicklungsreihen dieses Stammes vor. Die ruhende Wanderzelle kann sich abrunden, amöboid werden, kann sich mitotisch vermehren und als Polyblast sehr verschiedene Veränderungen erleiden, aber sowohl im entzündeten, als auch erst recht im normalen Gewebe, kann sie niemals durch rasch aufeinander folgende Teilungen und durch Änderung ihres Charakters eine Brut von jungen Plasmazellen produzieren. Bei aller ihrer Transformationsfähigkeit ist sie doch eine verhältnismässig hoch entwickelte Zellform und ihre Rückverwandlung in eine Brut von kleinen lymphocytenartigen Wanderzellen ist durch nichts bewiesen. Die voll ausgebildeten Plasmazellen stellen eine noch viel spezieller entwickelte und vermutlich in progressivem Sinne kaum mehr veränderungsfähige Zellform vor. Im Narbengewebe verfallen wenigstens, wie ich gezeigt habe, die allermeisten von ihnen schliesslich der Degeneration. Was ihr Schicksal und ihre physiologische Funktion im normalen Organismus sind, vermag ich vorläufig nicht zu entscheiden.

8. Eosinophile Zellen.

Diese Zellen, die im Bindegewebe des Pferdes erst vor kurzem von Zietzschmann (49) ausführlich beschrieben worden sind, finden sich nicht bei allen Säugetieren im lockeren Bindegewebe. Ich fand sie nur bei Meerschweinchen, Ratte und Maus, hier aber als einen ganz konstanten Gewebsbestandteil.

Vorerst muss ich zum Verständnis der Befunde im Bindegewebe die folgenden kurzen Bemerkungen über die granulierten Leukocyten des Blutes bei diesen drei Tierarten machen.

Ausser den Mastleukocyten (die ich, wie gesagt, nur beim Meerschweinchen im Blute gefunden habe) (s. o.), gibt es im Blute bekanntlich zwei Formen der granulierten Leukocyten: 1. die Leukocyten mit spezifischer Granulation und 2. die Leukocyten mit eosinophiler Granulation.

Die spezifischen Granula des Meerschweinchens sind als sog. amphophile oder pseudoeosinophile bekannt; sie unterscheiden sich von den eosinophilen durch ihre Feinheit, färben sich aber nach Triacid oder EAz. ebenso rot, wie die eosinophilen. Die letzteren stellen in den Blutleukocyten des Meerschweinchens dicke, glänzende, kurze Stäbchen mit abgerundeten Enden vor. Der Kern in den spezifisch granulierten Leukocyten ist ein zierlicher, länglicher, mehrfach geknickter Körper, bestehend aus mehreren unregelmässigen Anschwellungen, die durch feinste Verbindungsstücke zusammenhängen. In den zirkulierenden eosinophilen Leukocyten stellt der Kern hingegen einen dickeren, wurstförmigen, in der Mitte oft leicht eingeschnürten oder geknickten Strang vor. Im Knochenmark finden sich natürlich die beiden entsprechenden Myelocytenformen.

Die Spezialgranula bei Maus und Ratte sind sehr schwierig darzustellen und ihre farbenchemischen Eigenschaften sind, wie es scheint, noch nicht klargestellt. Hirschfeld (15) bezeichnet sie als neutrophil. Die eosinophilen Granula sind stets klar und deutlich, zum Teil auch stäbchenförmig. Die Kerne der spezialgranulierten Leukocyten bei Maus und Ratte haben fast immer die Form von Ringen. Der Ring besteht aus einem äusserst feinen Faden mit vielen dicken unregelmässigen Anschwellungen. Die Kerne der eosinophilen Leukocyten sind bei diesen zwei Tieren meist auch ringförmig, hier hat man aber einen dickeren, ringförmigen Strang von gleichmässiger Stärke. Sehr oft nimmt er im Blutpräparat die Form einer 8 an. Im Knochenmark findet man die beiden entsprechenden Myelocytenformen, wobei auch in ihnen die Kerne zum Teil Ringform besitzen.

Im normalen lockeren Bindegewebe der genannten drei Tiere erkennt man die eosinophilen Zellen schon im frischen Nr.-Präparat (Taf. 33, Fig. 3 und 4, Es.); sie nehmen den Farbstoff nicht auf, weder die Kerne, noch die Granula. Die Form der ersten ist nicht genau zu bestimmen, weil sie zum Teil durch die Körnchen verdeckt werden. Die letzteren treten äusserst deutlich hervor und zeichnen sich durch starken Glanz und gelbliche Färbung aus; auch ihre stäbchenförmige Gestalt (Fig. 4, Es.) ist meistens ganz leicht zu erkennen. Die Grenzen des hellen Protoplasmas sind sehr zart und blass; es gelingt aber in sehr vielen Zellen doch (Fig. 3 und 4, Es.) sehr deutliche Pseudopodienbildung am

Rande des Zelleibes zu bemerken. Während der ersten Zeit sieht man dann auch noch wirkliche schwache amöboide Bewegungen.

Von den fixierten Präparaten sind zum Studium der eosinophilen Zellen besonders die ZEh.- und die ZF.- EAz.-Präparate günstig.

Hier konstatiert man vor allem, wie es auch Zietzschmann (49) notiert, dass die Zahl der eosinophilen Zellen ausserordentlichen individuellen Schwankungen unterliegt. Ausserdem sind sie im Bindegewebe stets sehr ungleichmässig verteilt.

Beim Meerschweinchen (Taf. 35, Fig. 13 Es.) bilden sie meistens herdförmige, aus zahlreichen Zellen bestehende Ansammlungen, die meistens in der Nähe von Gefässen oder zwischen Fettzellen liegen. Aber auch einzeln oder zu zweien und zu dreien in den gefässarmen Gewebspartien zerstreut kann man sie in den meisten Stellen finden.

Die Zellen haben nahezu alle die gleiche Grösse. Wenn die eine oder die andere etwas grösser erscheint, so hängt das wohl meistens nur von der starken Ausbreitung und Abplattung ab. Die Form ist eigentlich kugelrund oder platt und rund und so bleibt sie auch in den frei und einzeln liegenden Zellen. In den dichten Herden platten sie sich hingegen gegenseitig ab und werden polygonal. Die Kerne sind so typisch, dass man sie schon bei schwacher Vergrösserung sofort erkennt. In der ursprünglichen Form wurstähnlich, in der Mitte etwas eingeschnürt oder geknickt, erreichen sie zum Teil komplizierte Gestalten. Die Einschnürung vertieft sich, der Kern wird allmählich hantelförmig und endlich bleibt in der Mitte nur ein ganz dünner Verbindungsfaden zwischen den dicken Endstücken. Es können sich auch mehrere verdickte Abschnitte bilden. Es sind dies also typische Amitosenbilder. Schliesslich tritt vollkommene Zerteilung des Kerns in zwei oder mehr Teile ein. Hin und wieder findet man aber andererseits auch ganz abgerundete Kerne. Im Innern der Kerns sind sehr zahlreiche, grobe, dunkle Chromatinteilchen angesammelt; da sich auch der Kernsaft stark färbt, erscheint der Kern immer sehr dunkel.

Das blasse, aber scharf konturierte Protoplasma ist dicht erfüllt mit groben, nach Eh grauen (Fig. 13, Es.), nach Mbl. grünlichen, nach EAz. hochroten Körnchen, die die Form von plumpen Stäbchen mit abgerundeten Enden haben. Im Zentrum des

Zelleibes, stets der Kerneinschnürung entsprechend, sieht man immer einen hellen, mehr oder weniger granulafreien Hof, wo nach Eh.-Färbung die Centrosomen deutlich hervortreten — ein typisches Körnerpaar.

Bei Maus und Ratte haben die eosinophilen Zellen im lockeren Bindegewebe ein überaus typisches Aussehen, sodass man dank ihnen die Herkunft des Präparats sofort bestimmen kann. Ihre Zahl wechselt stark; bei der Maus häufen sie sich oft in so kolossalen Mengen an, dass sie die andern Zellarten an Zahl übertreffen und das ganze histologische Bild beherrschen.

Die eosinophilen Zellen liegen hier nicht in Herden, sondern einzeln und zwar ziemlich gleichmässig zwischen den Fibroblasten, ruhenden Wanderzellen und Mastzellen zersteut. Ihre Form ist stets platt, rund oder oval, seltener sieht man am Rande kleine unregelmässige, auch immer abgerundete Vorstösse. Die Konturen des Zelleibes sind sehr blass, aber ganz deutlich als eine feine helle Linie zu definieren (Taf. 34, Fig. 8 Es., Taf. 35, Fig. 16 Es.).

Äusserst typisch ist der Kern. Es ist ein schöner, regelmässiger, konzentrisch gelegener, dicker Ring. An seinem äusseren, besonders aber am inneren Rande ist er oft mit Einkerbungen versehen, in seinem Innern sieht man mehrere grobe, aber verschwommene Chromatinpartikel. Der ganze Kern färbt sich sehr dunkel. Viel seltener sind 8-förmig zusammengebogene Kerne oder nicht vollständig geschlossene Ringe.

An Z.-Mbl., ZEh.- und ZHFA-Präparaten ist hier die Körnung im Protoplasma nur unvollkommen konserviert und gefärbt. Nach ZF. EAz. tritt sie hingegen auf das schönste hervor — sowohl ausserhalb des Ringes, als auch in seiner Öffnung liegen zahlreiche grobe, z. T. auch verlängerte, ovale, hochrote Granula. An ZEh.-Präparaten ist im Zentrum der Zelle, in der Ringöffnung ein deutliches Centrosomenpaar zu sehen

Was stellen die beschriebenen eosinophilen Zellen im Bindegewebe vor und woher stammen sie?

Der eine Teil der Forscher, z. B. Ehrlich und Lazarus (9, S. 105 u. ff.), ist der Ansicht, dass alle eosinophile Zellen im Bindegewebe hämatogenen Ursprungs sind. Andere (Pappenheim 33, S. 270, auch Zietzschmann) behaupten, dass sie, wenigstens zumteil, sicher autochton, histiogen entstehen, unabhängig von den zirkulierenden eosinophilen Leukocyten.



Auf Grund meiner, wie ich glaube, ganz unzweideutiger Befunde muss ich mich entschieden auf die Seite **Ehrlichs** stellen. Die eosinophilen Zellen des Bindegewebes stellen nichts weiter, als aus den Blutgefässen emigrierte, gewöhnliche eosinophile Leukocyten vor, die sich im Bindegewebe vielleicht für eine sehr lange Zeit als sessile oder wenigstens nur schwach amöboide Zellen niederlassen, um eine gewisse, uns unbekannte Funktion zu verrichten.

Es ist nicht die geringste Spur einer genetischen Beziehung der eosinophilen Zellen zu den anderen Zellformen des Bindegewebes vorhanden. Im Gegenteil zeigen, wie aus der ganzen angeführten Beschreibung zu ersehen ist, vergleichende Präparate die vollkommenste morphologische Identität der gewöhnlichen zirkulierenden Blutleukocyten mit den im Bindegewebe liegenden eosinophilen Zellen. Dass die Emigrationsbilder nicht zu finden sind, wird natürlich auch niemand ernstlich als einen Gegenbeweis ansehen. Aus meinen Entzündungsarbeiten hat es sich ergeben, dass man dazu ganz ausnahmsweise günstige Bedingungen braucht. Ebenso treten ja z. B. im Narbengewebe beim Kaninchen unzweifehaft eosinophile Blutleukocyten auf — und doch habe ich auch für diese Zellen keine Emigrationsbilder finden können. Endlich sprechen auch histogenetische Tatsachen für die angeführte Anschauung; die eosinophilen Zellen erscheinen im lockeren Bindegewebe sehr spät, erst nach der Geburt, wenn also schon eosinophile Leukocyten nicht nur in den blutbildenden Organen existieren, sondern auch schon im Blute zirkulieren. Die ersten eosinophilen Zellen mit Ringkernen im Bindegewebe habe ich bei einer Maus von 10 Tagen gefunden.

Nach ihrer Emigration erleiden die eosinophilen Zellen gewisse Veränderungen. Sie vergrössern sich vor allem etwas, verlangsamen wahrscheinlich ihre Bewegungen, setzen sich auch z. T. an dieser oder jener Stelle vorühergehend ganz fest und dabei erleidet der Kern beim Meerschweinchen amitotische Veränderungen, während bei Ratte und Maus der Ring nur etwas dicker wird und Einkerbungen bekommt.

Was ist das weitere Schicksal der eosinophilen Leukocyten im Bindegewebe? Als eine ganz konstante und unabhängige Zellart, mit selbständigem Regenerationsvermögen, wie etwa die Mastzellen, dürfen wir sie nicht ansehen. Sie stellen sicherlich

nur vorübergehende Bewohner im Bindegewebe vor. Ein Teil entfernt sich wahrscheinlich wieder in die Blutbahn, ein anderer verfällt aber der Degeneration. Beim Meerschweinchen findet man recht häufig Beweise dafür: der Kern wird pyknotisch und zerfällt in mehrere kleine Teilchen; die eosinophilen Körner bleiben dabei lange Zeit unverändert, blassen aber schliesslich auch ab.

Was die Verbreitung der eosinophilen Leukocyten in anderen Körperteilen und Organen betrifft, so brauche ich über ihr genau bekanntes Vorkommen in den blutbildenden Organen nichts zu berichten; im gewöhnlichen Bindegewebe habe ich sie bei Meerschweinchen, Ratte und Maus in allen untersuchten Organen in wechselnder Anzahl stets gefunden. Bei der Ratte, weniger bei der Maus, kommen sie auch massenhaft neben den Mastzellen und den ungekörnten Wanderzellen in der Peritonealflüssigkeit vor.

9. Fettzellen.

Über diese Zellart habe ich für den erwachsenen Organismus nichts neues zu berichten.

10. Schluss.

Im normalen lockeren Bindegewebe der Säugetiere sind folgende Zellformen zu unterscheiden: 1. Fibroblasten, 2. Mastzellen, 3. ruhende Wanderzellen (Clasmatocyten), 4. kleine amöboide Wanderzellen (Lymphocyten), 5. Plasmazellen, 6. eosinophile Zellen (eosinophile Leukocyten), 7. Fettzellen.

Die Fibroblasten stellen einen hoch differenzierten, vom übrigen Mesenchym schon früh abgespaltenen Zellstamm vor. Ihre hohe Differenzierung bringt es mit sich, dass sie bei der Wucherung, z. B. bei der Entzündung, nur ihresgleichen produzieren können und dabei fortwährend mehr oder weniger vollkommen ihren morphologischen Habitus bewahren.

Die kleinen, amöboiden Wanderzellen im Bindegewebe sind gewöhnliche Lymphocyten, wie wir sie im Blute und in den blutbildenden Organen als die indifferenteste, sehr mannigfaltiger progressiver Veränderungen fähige Zellart kennen. Die histologischen und embryologischen Tatsachen geben uns keinen hinlänglichen Grund, zwei Gruppen von Wanderzellen, histiogene und

hämatogene, aufzustellen. Alle indifferenten lymphocytoiden Wanderzellen im Organismus sind gleichwertig. Ihre Entwicklungsrichtung hängt bloss von den äusseren Umständen ab, denen sie bei ihren Wanderungen in diesem oder jenem Körperteile begegnen. Sie stellen den im erwachsenen Organismus während des ganzen Lebens intakt bleibenden, indifferenten Teil des grossen Stammes der Wanderzellen vor, des Stammes, der sich in den frühesten Stadien der Ontogenese von dem übrigen Mesenchym abspaltet und, sich in verschiedenen Richtungen differenzierend, Elemente von äusserst verschiedenartigem Aussehen und physiologischer Funktion liefert.

Unter den Mastzellen muss man histiogene und hämatogene unterscheiden. Bei Untersuchungen über diese Zellform ist strengstes Vermeiden von wässerigen Lösungen jeder Art unbedingt erforderlich, da die Mastzellengranula (in verschiedenem Grade) wasserlöslich sind.

Die histiogenen Mastzellen stellen eine konstante, bei allen untersuchten Säugetieren (auch beim Kaninchen) vorkommende Zellart vor, die sich vor allem durch die Anwesenheit spezifischer, mit basischen Anilinfarben metachromatisch färbbarer Körner im Zelleib auszeichnet und bei den verschiedenen Tieren nur rein nebensächliche Unterschiede aufweist. Sie bilden im erwachsenen Organismus einen von den übrigen Zellarten des Bindegewebes, wie es scheint, streng gesonderten Zellstamm, mit eigener Vermehrungsfähigkeit. Sie entstehen schon in sehr frühen Stadien der embryologischen Entwicklung aus einem Teil der primären Wanderzellen des Bindegewebes durch allmählich progressierende Ausarbeitung der Granula.

Die hämatogenen Mastzellen sind die Mastleukocyten. Ihre Körnung unterscheidet sich in manchen, wohl nur nebensächlichen Beziehungen von den Körnchen der histiogenen Mastzellen. Sie regenerieren sich im erwachsenen Organismus vornehmlich (vielleicht ausschliesslich) im Knochenmark aus entsprechenden Myelocyten, also wahrscheinlich ganz unabhängig von den histiogenen Mastzellen. Ob sie im embryonalen Leben ebenfalls unabhängig von den histiogenen Mastzellen entstehen, ist noch unentschieden, jedenfalls (Ratte) scheinen sie dabei später zu erscheinen.

Während die histiogenen Mastzellen bei allen Tieren vorkommen, sind die Mastleukocyten bei einigen (Maus, Katze)

äusserst selten oder fehlen ganz, bei anderen sind sie spärlich (Ratte, Igel, Hund, Meerschwein), bei dritten (Kaninchen) aber zahlreich. Das letztere wird gerade dort beobachtet, wo die histiogenen Mastzellen am spärlichsten sind und hier findet man auch im normalen Zustande im Bindegewebe mehr oder weniger zahlreiche, emigrierte Mastleukocyten; die letzteren können also vielleicht die histiogenen Mastzellen in gewisser Beziehung funktionell ersetzen. Genetische Beziehungen zwischen den beiden Arten der Mastzellen sind im erwachsenen Organismus nicht zu konstatieren.

Ausser den Fibroblasten und Mastzellen befinden sich bei allen untersuchten Tieren im lockeren Bindegewebe in wechselnder, meistens grosser Anzahl besondere Zellen, welche sich speziell von den Fibroblasten durch kleinere, dunklere, unregelmässige Kerne, dunkleren, scharf begrenzten, oft sehr polymorphen Zelleib unterscheiden. Sie kommen überall im Bindegewebe vor, sind aber ziemlich unregelmässig verteilt und häufen sich besonders in der Umgebung der Blutgefässe und der Fettzellen an. In ihrem Protoplasma führen sie in wechselnder Menge besondere Körnchen, die beim Kaninchen z. B. sehr zahlreich, bei der Ratte und Maus sehr spärlich sind, mit der Mastzellenkörnung aber nichts gemeinsames haben; auch Vakuolen können vorkommen, sind aber kein typisches Merkmal.

Diese Zellen entsprechen den von Ranvier und Marchand bei den Säugetieren beschriebenen Clasmatocyten; den von Ranvier bei Amphibien beschriebenen Clasmatocyten entsprechen sie hingegen nicht, denn diese letzteren stellen einfache Mastzellen vor, die nur eine besondere äussere Form angenommen haben. Im erwachsenen Organismus der Säugetiere haben die beschriebenen Zellen mit den Mastzellen, sowohl den histiogenen, als den hämatogenen, nichts zu tun.

Da man an diesen Zellen eine Clasmatose im Ranvierschen Sinne unter normalen Verhältnissen nicht beobachten kann, und da sie den von Ranvier bei den Amphibien unter demselben Namen beschriebenen Zellen (den Mastzellen) nicht entsprechen, darf für sie der Name „Clasmatocyten“ nicht beibehalten werden. Eine passende Benennung für sie wäre „ruhende Wanderzellen.“

Im normalen Bindegewebe des erwachsenen Organismus kommen bei den einen Tieren mehr, bei den anderen weniger

zahlreiche Übergangsformen zwischen diesen ruhenden Wanderzellen und den kleinen, amöboiden Wanderzellen, den Lymphocyten einerseits, den Fibroblasten andererseits vor.

Diese Tatsache ist so zu deuten, dass sich im Laufe des ganzen Lebens aus den ausgewanderten oder irgendwie anders ins Gewebe gelangten (eventuell auch von früher her daselbst vorhandenen) Lymphocyten durch Wachstum, Reifung und Immobilisierung jederzeit die grossen, ruhenden Wanderzellen entwickeln können. Natürlich ist diese Neubildung im normalen Zustande minimal, da auch das Regenerationsbedürfnis bei dem kaum bemerkbaren Verbrauch der Zellen nicht gross sein kann.

Die Übergangsformen zu den Fibroblasten sind so zu deuten, dass sich ein Teil der ruhenden Wanderzellen allmählich während der Ontogenese dem Habitus der Fibroblasten nähern kann. Diese mehr oder weniger vollkommene, auf verschiedenen Stufen stehen bleibende Annäherung erzeugt die beschriebenen, zweifelhaften Zellformen.

Bei der Entzündung runden sich die ruhenden Wanderzellen ab, werden wieder mobil und verwandeln sich in grosse, amöboide, phagocytische Zellen, die ich Polyblasten nenne. Ihre Zahl im Gewebe ist aber beschränkt, Vermehrung kommt zwar vor, sie kann aber doch nicht in kürzester Zeit die nötige Quantität von Zellen erzeugen — und deswegen emigrieren sofort bei Beginn der Entzündung aus den Gefässen zahllose junge, indifferente Zellen, Lymphocyten. Im Gewebe vergrössern sie sich rasch, schliessen sich den ehemaligen ruhenden Wanderzellen als vollkommen gleichwertige Elemente an und verwandeln sich also ebenfalls in Polyblasten. Im Entzündungsfall ist also der Entwicklungsgang eines solchen Lymphocyten stark beschleunigt. Bei der Vernarbung verwandeln sich die mobilen Polyblasten wieder in sessile Zellen, die den normalen Clasmatocyten des lockeren Bindegewebes äusserst ähnlich sind und sich zum Teil auch ebenso mehr oder weniger vollkommen in Fibroblasten weiter verwandeln können.

Die Plasmazellen zeichnen sich aus durch ihre rundliche Form, durch das scharf konturierte, mittelst basischer Anilinfarben dunkel färbbare Protoplasma ohne distinkte Körnung, durch einen zentralen hellen, die Centrosomen enthaltenden Hof und

den exzentrischen kleinen runden dunklen Kern. Sie sind in besonderer Weise differenzierte Lymphocyten. Sie kommen im normalen Organismus im Bindegewebe in sehr wechselnder, stets spärlicher Anzahl vor, die Möglichkeit ihrer Entstehung ist aber überall gegeben, wo es undifferenzierte Lymphocyten gibt, also vor allem in den blutbildenden Organen. Im lockeren Bindegewebe häufen sie sich bei chronischer Entzündung in besonders grossen Mengen an. Voll entwickelte Plasmazellen können sich mitotisch vermehren, scheinen aber keiner weiteren Entwicklung fähig zu sein und verfallen wahrscheinlich der Degeneration.

Die im Bindegewebe vorkommenden eosinophilen Zellen sind gewöhnliche aus den Blutgefässen emigrierte eosinophile Leukocyten. Für eine lokale Entstehung im Gewebe fehlt jeder Beweis. Sie bleiben im Bindegewebe vermutlich lange Zeit liegen, als vorübergehend fast oder ganz unbeweglich gewordene Zellen; ein Teil kann sich später vielleicht wieder in die Blutbahn entfernen, ein anderer verfällt der Degeneration.

Die Mastzellen, die kleinen amöboiden Wanderzellen oder Lymphocyten, die ruhenden Wanderzellen oder Clasmatocyten, die Plasmazellen, die eosinophilen Zellen, alle Blutleukocyten, ferner auch die grossen einkernigen Polyblasten (Makrophagen), die bei der Entzündung auftreten, aber auch normal in der Flüssigkeit der serösen Höhlen zu finden sind — alle diese Zellarten gehören zu dem einen grossen Zellstamm der „Wanderzellen" im weitesten Sinne des Wortes, der sich in den frühesten Stadien der embryonalen Entwicklung vom Mesenchym abgespalten hat. Der so überaus verschiedene Charakter dieser Zellarten im Einzelnen hängt von der in verschiedener Richtung erfolgenden differenzierenden Entwicklung ab und in ihrem ausgebildeten Zustande können diese Zellen nicht ohne weiteres in einander übergehen. Nur die Lymphocyten bleiben für immer im indifferenten Zustande. Die histiogenen Mastzellen scheinen im erwachsenen Organismus einen ganz isolierten Zellstamm vorzustellen. Inwieweit dies für die verschiedenen Formen der granulären Leukocyten im erwachsenen Organismus zutrifft, ist bekanntlich eine noch unentschiedene Frage. Wahrscheinlicher ist es, dass sie auch hier aus einer indifferenten Zellart, also den Lymphocyten, fortwährend neu entstehen können. Die normalen ruhenden Wanderzellen, die pathologischen Polyblasten

und die Plasmazellen können hingegen sicher ausser der selbständigen mitotischen Vermehrung jederzeit aus Lymphocyten durch progressive Entwicklung entstehen.

St. Petersburg, Mai 1905.

Literaturverzeichnis.

1. Arnold: Zur Morphologie und Biologie der Zellen des Knochenmarks Virch. Arch., Bd. 140, 1895.
2. Derselbe: Über Granulafärbung lebender und überlebender Leukocyten. Virch. Arch., Bd. 157, 1899.
3. Derselbe: Über Granulafärbung lebender und überlebender Gewebe Virch. Arch., Bd. 159, 1900.
4. Derselbe: Granulabilder an der lebenden Hornhaut. Anat. Anz., Bd. 18, 1900.
5. Derselbe: Weitere Mitteilungen über vitale und supravitale Granula-Färbung. Anat. Anz., Bd. 24, 1903.
6. du Bois: Granule Cells in the Mucosa of the Pig's intestine. Anat. Anz., Bd. 25, 1904.
7. Dominici: Polynucléaires et macrophages. Archives de méd. exp. et d'anat. path. I sér. T. 14, 1902.
8. Derselbe: Sur un procédé de technique histologique appliqué à l'etude des cellules conjonctives. Folia hämatologica, Bd. 2, 1905.
9. Ehrlich und Lazarus: Die Anämie. Spez. Pathol. u. Therapie v. Nothnagel, Bd. VIII, 1. Teil, 1. Heft, 1898.
10. Gulland: On the granular leucocytes. The Journal of Physiology, V. 19, 1895—1896.
11. Hardy: The blood-corpuscles of the crustacea. The Journal of Physiology, V. 13, 1892.
12. Heller: Ein Beitrag zur Genese der Mastzellen der Haut. Deutsche mediz. Wochenschrift, Bd. 30. 1904, Nr. 4.
13. Helly: Eine Modifikation der Zenkerschen Fixierungsflüssigkeit. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, Bd. 21, 1904.
14. Derselbe: Zur Morphologie der Exsudatzellen und zur Spezifität der weissen Blutkörperchen. Ziegler's Beiträge, Bd. 37, 1904.
15. Hirschfeld: Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Leukocyten. Virch. Arch., Bd. 149, 1897.
16. Jolly: Recherches sur la division indirecte des cellules lymphatiques etc. Archives d'anatomie microscopique, T. 3, 1899—1900.
17. Derselbe: Clasmatocytes et Mastzellen. Comptes rend. de la soc. de biologie, T. 52, 1900.
18. Derselbe: Cellules plasmatiques, cellules d'Ehrlich et clasmatocytes. Ecole pratique des hautes études. Laboratoire d'histologie du collège de France. Travaux de l'année 1901, Paris 1903.

19. Derselbe: Sur quelques points de l'étude des globules blancs dans la leucémie etc. Ibidem, Trav. de l'année 1902—1903.
20. Derselbe und Acuna. Les leucocytes du sang chez les embryons des mammifères. Archives d'anatomie microscopique, T. 7, 1905.
21. Kanthak and Hardy: The Morphology and Distribution of the wandering cells of Mammalia. The Journal of Physiology, V. 17. 1894—1895.
22. Loewenthal: Beitrag zur Kenntnis der Struktur und der Teilung von Bindegewebszellen. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 63, 1904.
23. Marchand: Über Clasmatocyten, Mastzellen und Phagocyten des Netzes. Verhandl. d. deutsch. pathol. Gesellschaft, 4. Tagung, Hamburg. Berlin 1902.
24. Maximow: Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 58, 1901.
25. Derselbe: Experimentelle Untersuchungen über die entzündliche Neubildung von Bindegewebe. Zieglers Beiträge, 5. Supplementheft, Jena 1902.
26. Derselbe: Weiteres über Entstehung, Struktur und Veränderungen des Narbengewebes. Zieglers Beiträge, Bd. 34, 1903.
27. Derselbe: Über entzündliche Bindegewebsneubildung bei der weissen Ratte etc. Zieglers Beiträge, Bd. 35, 1903.
28. Derselbe: Beiträge zur Histologie der eiterigen Entzündung. Zieglers Beiträge, Bd. 38, 1905.
29. Nocht: Artikel „Malariaplasmodien" in der Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, S. 785, 1903.
30. Pappenheim: Wie verhalten sich die Unna'schen Plasmazellen zu Lymphocyten. Virch. Arch., Bd. 165 u. 166, 1901.
31. Derselbe: In eigener Sache. Monatshefte für praktische Dermatologie, Bd. 36, 1903.
32. Derselbe: Eine Reihe von kurzen Notizen in den Folia hämatologica, Bd. I, 1904.
33. Derselbe: Eine Reihe von kurzen Notizen in den Folia hämatologica, Bd. II, 1905.
34. Pröscher: Über experimentelle Erzeugung von Lymphocytenexsudaten. Virch. Arch., Bd. 179, 1905.
35. Ranvier: Sur les éléments anatomiques de la sérosité péritonéale. Compte rend. de l'Acad. des sciences, le 14 avril 1890.
36. Derselbe: Des clasmatocytes. Archives d'anatomie microscopique, T. 3. 1899—1900.
37. Renaut: Sur une espèce nouvelle de cellules fixes du tissu conjonctif. Les cellules connectives rhagiocrines. C. rend. de la soc. de biologie, T. 56, 1904.
38. Derselbe: Caractères distinctifs des Clasmatocytes vrais et les cellules connectives rhagiocrines. C. r. de la soc. de biologie, T. 57, 1904.
39. Derselbe: Les cellules fixes des tendons etc. Ibidem, T. 56, 1904.
40. Rosin und Bibergeil: Das Verhalten der Leukocyten bei der vitalen Blutfärbung. Virch. Arch., Bd. 178, 1904.



41. Schreiber und Neumann: Clasmatocyten, Mastzellen und primäre Wanderzellen. Sonderabdruck aus der Festschrift zur Feier des 60. Geburtstages von Max Jaffe.
42. Schreiber: Über ein bequemes Object zum Studium der Mastzellen (Clasmatocyten), Münchener mediz. Wochenschrift 1902.
43. Derselbe: Bemerkungen zu A. Maximows Aufsatz etc. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anatomie, 1903.
44. Schwarz: Studien über die im grossen Netz des Kaninchens vorkommenden Zellformen. Virch. Arch., Bd. 179, 1905.
45. Türk: Kritische Bemerkungen über Blutzellenbildung und -benennung. Folia hämatologica, Bd. 2, 1905.
46. Westphal: Artikel „Über Mastzellen" in Ehrlichs Farbenanalytischen Untersuchungen zur Histologie und Klinik des Blutes. Berlin 1891.
47. Wolff: Über Leukocytengranulationen. Zeitschrift für klinische Medizin. Bd. 52, 1904.
48. K. Ziegler: Histologische Untersuchungen über das Oedem der Haut etc. Zieglers Beiträge, Bd. 36, 1904.
49. Zietzschmann: Über die acidophilen Leukocyten des Pferdes. Internationale Monatsschrift für Anat. u. Physiologie, Bd. 22, 1905.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIII—XXXV.

Ausführliche Erklärung im Text.

Sämtliche Figuren wurden unter Benutzung des Zeiss'schen Apochr. 2,0 mm Ap. 1,40 und des Komp.-Okulars Nr. 8 entworfen. Die relativen Grössenverhältnisse sind überall genau wiedergegeben.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

C = Collagenbündel; Edk. — Gefässendothelkerne; El. = elastische Fasern; Erc. = Erythrocyten; Es. = eosinophile Zellen; Fbl. = Fibroblasten; Fz. = Fettzellen; L. = Gefässlumen; Lkc. = spezifisch granulierte Leukocyten; Mlk. = Mastleukocyten; Mz. = Mastzellen; Plb. = Polyblasten; Plz. = Plasmazellen; RWz. = ruhende Wanderzellen (Clasmatocyten); Wz. = kleine amöboide Wanderzellen des Bindegewebes (Lymphocyten); x = Übergangsformen von den kleinen Wanderzellen (Wz.) zu den ruhenden Wanderzellen (RWz.); y = Übergangsformen von den ruhenden Wanderzellen (RWz.) zu den Fibroblasten (Fbl.).

Taf. XXXIII.

Supravitale Neutralrotfärbung des lockeren Bindegewebes.

Fig. 1. Kaninchen.
Fig. 2. Katze.
Fig. 3. Weisse Ratte; Mz.' = Mastzelle mit verklumpten Körnern.
Fig. 4. Meerschweinchen.

Taf. XXXIV.

Alle Figuren ausser 9 und 11 stellen Bauchwandpräparate (Schnitte) vor: Bearbeitung: Figg. 5, 6, 9, 10, 11 = ATh.; Fig. 7 = ZMbl.; Fig. 8 = ZFMbl.

Fig. 5. Kaninchen; lockeres Bindegewebe in der Umgebung einer kleinen Arterie; m = glatte Muskelzellen der Gefässwand; Fbl.' = durch ein eng anliegendes Collagenbündel deformierter Fibroblastenkern.

Fig. 6. Kaninchen. Grenze zwischen Unterhautzellgewebe und Corium.

Fig. 7. Katze.

Fig. 8. Weisse Ratte; Es' = degenerierender eosinophiler Leukocyt.

Fig. 9. Mastzellenmitose aus dem Mesenterium eines neugeborenen Kätzchens.

Fig. 10. Mastzellenmitose aus dem lockeren intermuskulären Bindegewebe einer erwachsenen Katze.

Fig. 11. Netz eines erwachsenen Kaninchens; Gruppe von Plasmazellen in der Umgebung eines kleinen Gefässes; Plz.' = junge Plasmazelle, Übergangsform zwischen einem Lymphocyten (Wz.) und einer ausgebildeten Plasmazelle (Plz.).

Taf. XXXV.

Alle Figuren, ausser 14 und 15 nach Bauchwandschnitten normaler Tiere; Bearbeitung überall ZEh.

Fig. 12. Kaninchen.

Fig. 13. Meerschweinchen. Gruppe von eosinophilen Leukocyten (Es.), dazwischen auch ein paar ruhende Wanderzellen (RWz.); Fbl. = Fibroblastenkern, eingedrückt durch ein Collagenbündel.

Fig. 14. Eine „erwachende" ruhende Wanderzelle (Clasmatocyt) aus der Umgebung einer aseptischen Celloidinkammer, 8 Stunden nach Einführung. Meerschweinchen.

Fig. 15. Entzündetes Bindegewebe aus einer ähnlichen Stelle beim Meerschweinchen nach 19 Stunden. Im Gewebe kriechen eben ausgewanderte pseudoeosinophile Leukocyten (Lkc.) umher; RWz' = stark abgerundete, mobil werdende, ruhende Wanderzelle; Plb. = eine schon vollkommen in einen phagocytischen Polyblasten verwandelte ruhende Wanderzelle; das Protoplasma des Fibroblasten (Fbl.) ist contrahiert; zwischen den Collagenfasern extravasierte Erythrocyten (Erc).

Fig. 16. Ratte.

Fig. 17. Maus.

Fig. 18. Igel; z = schollige tingible Einschlüsse im Protoplasma der ruhenden Wanderzellen.

Fig. 19. Hund; Fbl.' = 2 angeschnittene Fibroblastenkerne.



Über die histologischen Veränderungen der Bauchspeicheldrüse nach Unterbindung des Ausführungsganges.

Zur Frage über den Bau und die Bedeutung der Langerhansschen Inseln.

Von
Dr. med. S. Tschassownikow,
Assistent am histologischen Institute zu Warschau.

Hierzu Tafel XXXVI.

In der Reihe der Verdauungsdrüsen nimmt unstreitig eine der ersten Stellen die Bauchspeicheldrüse ein. In der Tat verarbeitet ihr Sekret alle Arten von Nahrungsmitteln: peptonisiert Eiweissstoffe, verwandelt Stärke in Dextrin und Zucker und spaltet endlich das neutrale Fett in Glyzerin und Fettsäuren. Damit aber erschöpft sich noch lange nicht die physiologische Arbeit des Pankreas. Wie J. Mering und O. Minkowski nachgewiesen haben, verursacht die totale Exstirpation der Drüse alle typischen Erscheinungen eines schweren Diabetes mellitus, und weitere Untersuchungen führten, nachdem sie die Beteiligung des Pankreas an einer inneren Sekretion bestätigten, zum Schlusse, dass das Pankreas eine Substanz abgibt, welche den im Blute zirkulierenden Zucker reduziert.

Den verschiedenartigen physiologischen Aufgaben entsprechend, ist auch der Bau der Bauchspeicheldrüse ziemlich kompliziert. Seit dem Erscheinen der Arbeiten von P. Langerhans (1869), W. Kühne, A. Lea (1875 und 1882) und R. Heidenhain (1883) ist es bekannt, dass das Pankreas einerseits aus Drüsentubuli besteht, die mit zymogenhaltigen Zellen ausgekleidet sind und mit den Ausführungsgängen in Verbindung stehen, und anderseits aus Zellenhaufen, die unter dem Namen „Langerhanssche Inseln“ bekannt sind.

Man kann jetzt kaum zweifeln, dass alle Fermente des pankreatischen Sekrets durch die zymogenhaltigen Zellen, d. h. Drüsentubuli sensu strictiori, allein geliefert werden. Was aber

die Langerhansschen Inseln anbetrifft, so gehen die Meinungen bedeutend auseinander.[1]) Einstweilen kann man nur das eine als festgestellt betrachten, dass diese Gebilde aus ganz eigenartig differenzierten Epithelzellen zusammengesetzt sind, reichlich mit Blutgefässen versehen sind und gewöhnlich mit den Ausführungsgängen nicht in Verbindung stehen.

Ferner bilden sich nach unsern und Prof. A. Mankowskis übereinstimmenden Angaben die Langerhansschen Inseln aus einfachen Drüsenschläuchen; als Bestätigung dessen kann die Vergrösserung derselben bei gewissen Bedingungen, die Existenz unzweifelhafter Übergangsformen von den zymogenenthaltenden Elementen zu den Zellen der Inseln, die zeitweise Konstatierung von Lichtungen in den Inseln und auch die Verbindung der letzteren mit entleerten Gängen dienen.

Was die Bedeutung dieser Gebilde für Mankowski anbetrifft, „so unterliegt es keinem Zweifel, dass die Langerhansschen Inseln in physiologischer Beziehung eins der morphologischen Stadien der Tätigkeit der Pankreasdrüse darstellen", welches er „Stadium der Langerhansschen Inseln" zu nennen vorschlägt. „Jedes Läppchen der Drüse muss am Ende seiner Sekretionstätigkeit ins „Stadium der Langerhansschen Inseln" kommen, welches die morphologische Erscheinung der höchsten Erschöpfung oder der energischsten Tätigkeit des Läppchens darstellt". Im Gegenteil zeigten unsere Beobachtungen, dass die Langerhansschen Inseln nicht fähig sind, sich wieder in gewöhnliche Drüsenschläuche umzuwandeln, und dass sie keinen Anteil an der Bildung der Bestandteile des Pankreassekrets nehmen; am richtigsten sollte man die Inseln als Organe der inneren Sekretion anerkennen,

---

[1]) Die umfangreiche Literatur betreffs der Langerhansschen Inseln ist in den folgenden Arbeiten ausführlich angegeben: E. Laguesse: Structure et développement du pancréas d'après les travaux récents (Journal de l'anat. et physiol., An. 30, 1894); O. Pischinger: Beiträge zur Kenntnis des Pankreas (Diss., München 1895); Tschassownikow: Über die Struktur und die funktionellen Veränderungen der Pankreaszellen (Diss., Warschau 1900); A. Mankowski: Zur Mikro-Physiologie der Pankreasdrüse. Die Bedeutung der Langerhansschen Inseln (Diss. Kiew, 1900) und in den Berichten A. Brunns, A. Oppels: Verdauungsapparat (Ergebniss. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 4, 7, 9 u. 11, 1895—1902) und E. Sauerbecks: Die Langerhansschen Inseln des Pankreas und ihre Beziehung zum Diabetes mellitus (Ergebniss. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. Bd. 8, 1904).

die dazu bestimmt sind, den im Blute zirkulierenden Zucker zu zerstören.[1]) Zwischen diesen beiden Ansichten nimmt eine Mittelstelle die Anschauung von E. Laguesse[2]) ein: bei seinen Studien an den Inseln des menschlichen Pankreas lässt er auf Grund der Übergangsformen, die von ihm nicht näher beschrieben wurden, sowohl die Verwandlung der Drüsenschläuche in Inseln, als auch die Rückmetamorphose zu; zur selben Zeit aber meint er, dass die Inseln, solange sie vorhanden sind, der inneren Sekretion dienen.

Zur Lösung der Frage über die Bedeutung der Langerhansschen Inseln kam von selbst der Gedanke, die morphologischen Änderungen der Bauchspeicheldrüse nach Unterbindung ihres Ausführungsganges zu studieren. In der Tat, die Versuche, die in dieser Richtung von Prof. J. Pawlow und manchen anderen (Ribbert, Remi und Slowe, Arnozan und Vaillard, Vasalle, Mouret) unternommen wurden, haben erwiesen, dass dabei eine Atrophie des ganzen Drüsengewebes, welches in Verbindung mit dem System der Ausführungsgänge ist, auftritt. In Anbetracht dessen war es unbedingt nötig, a priori zuzulassen, dass, wenn die Inseln nur ein eigenartiges Stadium der Ruhe der Drüsenschläuche darstellten, sie dann gleichfalls zugrunde gehen müssten; und im Gegenteil musste die Unversehrtheit der Inseln unter diesen Bedingungen als Beweis gelten, dass diese Gebilde zu ganz anderen physiologischen Zwecken bestimmt sind.

Da unsere Aufmerksamkeit damals durch andere rein cytologische Fragen abgelenkt wurde, konnten wir nur in der letzten Zeit die experimentelle Bearbeitung des von uns ins Auge gefassten Problems unternehmen; während des vierjährigen Zwischenraums seit der Veröffentlichung unserer Dissertation erschienen einige weitere Arbeiten über dasselbe Thema.

---

[1]) Der Gedanke an die Teilnahme der Inseln an der inneren Sekretion des Pankreas war früher schon von E. Laguesse (Sur la formation des îlots de Langerhans dans le pancréas. Compt. rend. de la Société de Biolog. de Paris, An. 30, 1894) erwähnt, der sich mit der Histogenese der Inseln beschäftigte, und von V. Diamare (Studii comparativi isole di Langerhans del pancreas. — Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 16, 1899), der seine Schlüsse auf vergleichend-histologische Studien dieser Gebilde gründete.

[2]) Sur quelques détails de la structure du pancréas humain. — Compt. rend. de la Société de Biolog. de Paris, An. 46, 1894.



Zunächst von W. Schulze,[1]) der an der Bauchspeicheldrüse von Meerschweinchen eine Ligatur anlegte, und von L. Ssobolew,[2]) der eine Reihe von Versuchen mit Unterbindung resp. Durchschneidung der Ausführungsgänge bei Kaninchen, Hunden und Katzen machte. Beide kommen dabei zu demselben Resultate, dass nämlich alle Drüsenschläuche atrophieren, die Langerhansschen Inseln aber ohne irgend eine Veränderung zurückbleiben. Demzufolge meinen beide Autoren, dass die Inseln keine Beziehung zum Gangsystem des Pankreas haben und sich als besondere Blutgefässdrüsen erweisen, welche wahrscheinlich an der Regulierung des Zuckergehaltes im Blute beteiligt sind.

Bei seinen Versuchen über den Einfluss der Unterbindung des Ausführungsganges beim Kaninchenpankreas fand A. Mankowski[3]) sechzig Tage nach der Operation gewisse besondere Zellengruppen, er hält aber für unmöglich, die letzteren als identisch mit Langerhansschen Inseln anzusehen. In seiner anderen Arbeit,[4]) die Beobachtungen von W. Schulze kontrollierend, beschreibt Prof. Mankowski verschiedene Veränderungen in Abhängigkeit von der Unterbindung. Er legte in der Bauchspeicheldrüse der Meerschweinchen zwei Ligaturen in Entfernung von 1 cm an und bemerkte, dass zwischen den Ligaturen und hinter denselben sowohl die Drüsenschläuche, als auch die Langerhansschen Inseln verschwunden; vor den Ligaturen aber bleiben die Inseln intakt und in der Nähe der Ligaturen konnte man nicht selten Bilder beobachten, die ganz ähnlich denen waren, welche von W. Schulze beschrieben und gezeichnet wurden.

Ebenso konnte auch D. Hansemann[5]) auf Grund seiner Experimente mit Ligaturanlagen der Bauchspeicheldrüse bei

---

[1]) Die Bedeutung der Langerhansschen Inseln im Pankreas. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56, 1900.

[2]) Zur Morphologie des Pankreas nach Unterbindung seines Ausführganges, bei Diabetes und einigen anderen Bedingungen. Diss., Petersburg 1901. — Zur normalen und pathologischen Morphologie der inneren Sekretion der Bauchspeicheldrüse. Virch. Arch. Bd. 158, 1902.

[3]) l. c.

[4]) Über mikroskopische Veränderungen des Pankreas nach Unterbindung einzelner Teile und über einige mikrochemische Besonderheiten der Langerhansschen Inseln. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 59, 1902.

[5]) Über die Struktur und den Wert der Gefässinseln des Pankreas. Verhand. d. deutsch. pathol. Gesellsch. in Hamburg, 1901. Zitiert nach Sauerbeck.



Hunden bestimmte Veränderungen nur in geringer Entfernung von der Ligatur konstatieren. Hier wird Dank einer reichen Entwicklung des Bindegewebes das ganze Drüsenparenchym gewissermaßen erdrückt, die Langerhansschen Inseln aber erhalten sich oft lange, andere aber gehen auch fibrös zu Grunde.

E. Sauerbeck[1]) sucht schliesslich beide entgegengesetzte Ansichten auszugleichen, indem er sie beide bis zum gewissen Grade der Wirklichkeit entsprechend findet. In einigen Zeilen erwähnt er, dass bei den von ihm operierten Kaninchen die Langerhansschen Inseln gleichfalls verschwanden, obgleich später als die Drüsenschläuche, nämlich erst dreissig Tage nach Unterbindung des Ausführungsganges, wobei von der Zeit an in dem Harn der operierten Tiere Zucker erschien.

Aus den hier erwähnten Literaturangaben ist es klar, dass alle bis jetzt ausgeführten Versuche zu entgegengesetzten Resultaten führten. Die Ursache liegt wahrscheinlich teils in verschiedener Operationsmethodik, teils in ungleichen Methoden der histologischen Behandlung des Materials. Um die Bauchspeicheldrüse vom Darm zu isolieren, zogen die einen die Drüse mit Fäden zusammen, die andern aber legten Ligaturen am Ductus pancreaticus an und zerschnitten ihn zwischen den Ligaturen. Wir müssen dem letzten Verfahren entschieden den Vorzug geben. da bei demselben einerseits die Bedingungen der Blutzirkulation in dem untergebundenen Pankreas sich nicht im geringsten ändern und anderseits die Durchgängigkeit des Ausführungsganges sich nicht wieder herstellen kann, was nicht selten bei einfacher Ligaturanlegung vorkommt (Pawlow, Ssobolew). Zu solchen Operationen taugen aus allen im Laboratorium gebrauchten Tieren nur Kaninchen, deren Bauchspeicheldrüse nur einen und dazu noch leicht auffindbaren Ausführungsgang hat. Auf Grund des eben erwähnten wurden alle unsere Operationen (14 an der Zahl) an diesen Tieren vollführt, das Pankreas wurde dabei je 2, 3, 5, 7, 10, 15, 20, 30, 35, 40, 50, 60, 70 und 75 Tage nach der Operation untersucht. Infolge der Angabe Sauerbecks, dass nach Unterbindung des Ausführungsganges Diabetes mellitus auftritt, prüften wir bei allen operierten Kaninchen von Zeit zu Zeit und vom 20. Tage nach der Operation fast täglich den Harn mittels

[1]) loccit.

Trommerscher Probe auf Zucker, und unsere Analysen gaben ohne Ausnahme in allen Fällen negative Resultate.

In Beziehung auf die Behandlung des Pankreas zeigten unsere Beobachtungen, dass viele von den konservierenden Flüssigkeiten, unter anderen Alkohol und Sublimat, welche Mankowski und Schulze benutzten, die Struktur der Inselzellen fast garnicht erhalten; ohne Zweifel die besten fixierenden Mittel sind 10% Formalin und die Podwyssotzkysche Flüssigkeit, die Ssobolew gebrauchte, jedoch auch nach diesen Fixatoren tritt nicht genügend scharf der Unterschied zwischen den Inselzellen und den zymogenthaltigen Elementen des Pankreas hervor. Den erwähnten Forderungen entspricht völlig die Hermannsche Flüssigkeit; aber um mit deren Hilfe gebührende Bilder zu erhalten, ist es nötig, dieselbe in das entsprechende Blutgefäss (Arter. oeliaca) zu injizieren nach vorheriger Ausspülung des Gefässes mit einer physiologischen Kochsalzlösung; wobei nur der obere Teil der Drüse sich ausfüllt, welcher zur Milz, zum Magen und zum oberen Abschnitt des Duodenum gewandt ist. Nach der Injektion werden kleine Stückchen vom Pankreas in Hermannsche Flüssigkeit auf zirka 24 Stunden versenkt, nachher sorgfältig in fliessendem Wasser ausgewaschen, in Alkohol von allmählich steigender Konzentration gehärtet und nach bekannter Weise in Paraffin eingebettet. Zur Färbung der Schnitte von $3^1/_2$—5 μ, mit Eiweiss aufgeklebt, benutzten wir teils das Flemmingsche Orangeverfahren (Modifikation von Reinke), hauptsächlich aber Safranin nnd Methylgrün. Ausserdem untersuchten wir vergleichungshalber auch Stückchen aus dem unteren nicht injizierten Teile der Bauchspeicheldrüse nach deren Behandlung mit verschiedenen Fixierungsmitteln, vorzugsweise mit Alkohol, Sublimat, Formalin und Podwyssotzkyscher Flüssigkeit.

Beschreiben wir zuerst die Langerhansschen Inseln in der Gestalt, in welcher man sie bei Kaninchen bei gewöhnlichen Bedingungen findet. Die Zellen, aus denen sie bestehen, haben eine vieleckige oder unregelmässig zylindrische Form; sie liegen eng aneinander und sind durch ganz deutliche Grenzen voneinander getrennt. [1]) Meistens bilden sie ein Netzwerk anasto-

[1]) Weder bei Kaninchen, noch bei anderen von uns untersuchten Säugetieren haben wir auch nur Spuren interstitiellen Bindegewebes zwischen den Inselzellen gesehen, welches von E. Holmgren beschrieben ist, und welches



mosierender Balken, welche durch erweiterte Kapillaren abgesondert sind; aber gleich diesen Gebilden, obwohl seltener, kommen auch mehr oder weniger bedeutende Aufhäufungen von Zellen vor und auch Übergangsformen, d. h. wenn in einem Teil der Insel solide Haufen von Zellen und im andern eine balkenartige Verteilung vorkommt. Der innige Zusammenhang zwischen den Inseln und den Blutgefässen ist eine allgemein bekannte Tatsache, die schon von Kühne und Lea festgestellt wurde. Was jedoch den Bau der Wände dieser Gefässe anbetrifft, so kommen wir jetzt nach sorgfältiger Prüfung unserer Präparate zu dem Schluss, dass in den Kapillaren ausserhalb des Epithelrohres, obgleich auch sehr schwach entwickelt, eine Bindegewebsadventitia vorhanden ist, welche keine elastischen Fasern enthält. Irgend eine eigenartige Kapsel, auf deren Vorhandensein Kühne und Lea, Harris und Gow, Schlesinger, Jarotzki und Opie hinweisen, haben im normalen Zustande die Inseln garnicht; das die Inseln umgebende scharf ausgeprägte Bindegewebe befindet sich nur dort, wo die Inseln den peripherischen Teil des Drüsenläppchens einnehmen, und wo folglich das Bindegewebe die natürliche Begrenzung des letzteren bildet. Am meisten schliessen sich die Inseln ihrer ganzen Peripherie nach an die sie umgebenden Drüsentubuli an und dabei gehen sie unmittelbar in die letzteren über, oder sie trennen sich von den Schläuchen durch ebensolche dünne Scheidewände, wie sie die Membranae propriae der ächten Drüsenschläuche darstellen.

In der Mitte jeder Inselzelle befindet sich gewöhnlich nur ein kugeliger oder ovaler Kern, welcher eine Menge feinster Chromatinkörnchen besitzt, die gleichmässig wie im inneren, so auch auf der Membran des Kerns verteilt sind; der Kern enthält auch ein oder einige Chromatinklümpchen, aber etwas grössere als die Körnchen. Echte Kernkörperchen gelang es mir bei keiner der benutzten Behandlungsweisen zu sehen, und dieser Umstand ist ein gewisser Unterschiedspunkt zwischen der Kernstruktur der Inselzellen und der der zymogenhaltigen Elemente, in welchen die Kernkörperchen vorhanden sind und sogar nicht selten in der Mehrzahl. Schon bei schwacher Vergrösserung fällt es ins Auge,

---

er in Verbindung mit den von ihm entdeckten endozellulären Trophospongien stellt. (Beiträge zur Morphologie der Zelle II. Verschiedene Zellarten. Anat. Hefte, 1. Abtl., S. 75 ff., 1904).

dass gleich dem normalen Kerne auch Riesenkerne in den Inseln vorhanden sind, die in ebensolchen Riesenzellen liegen, aber diese Eigentümlichkeit, auf die E. Sauerbeck[1]) gewiesen, kommt nach unseren Beobachtungen so selten vor, dass man dieselbe als eine Differenzierung, die die Inseln von den Drüsenschläuchen unterscheidet, nicht recht gelten lassen kann.

Die Zellen der Langerhansschen Inseln zeigen eine eigenartige, nur ihnen angehörige Struktur, welche zuerst von mir beobachtet[2]) und später auch von Diamare, Laguesse und anderen beschrieben wurde. Ihr Zellkörper ist nämlich mit einer Masse von feinsten Körnchen besäet, weshalb er wie bestaubt erscheint; die Körnchen haben dabei eine ungleiche Affinität zu den Farbstoffen. Im grössten Teil der Zellen färben sich diese Körnchen mit Grundfarben, z. B. Methylgrün, in manchen Zellen jedoch, hauptsächlich in denen, die auf der Peripherie der Inseln gelagert sind, färben sie sich ähnlich dem Kernchromatin, in unserem Falle mit Safranin. Im Gegensatz zu Ssobolew konnten wir keinen Unterschied in der Grösse und Lage dieser verschiedenfarbigen Körnchen bemerken. Das eine, was die Aufmerksamkeit auf sich lenkte, ist, dass die mit Kernfarbe gefärbten Körnchen schärfer hervortraten, als andere, die blass erschienen und manchesmal als wie in eine homogene Masse verschmolzen waren.

In unserer Dissertation haben wir schon darauf hingewiesen, dass die Zellen, die chromatophile Körnchen enthalten, als erstes Stadium der Umwandlung der zymogenhaltigen Elemente zu den Inselzellen erscheinen, und deswegen trifft man sie bald einzeln, bald als kleine Gruppen in den Drüsenschläuchen zwischen den gewöhnlichen Sekretzellen. Dazu kann man noch hinzufügen, dass zwischen den beiden Zellenarten der Inseln noch Übergangsformen existieren: so beobachtet man einerseits in ein und derselben Zelle die eine und die andere Körnung und anderseits bekommt die letztere zuweilen beim Färben in manchen Zellelementen einen deutlich gemischten Ton, welcher von der Kombination der Kern- und Grundfarbe herkommt. Ausser den Körnchen kommen auch im Zellkörper Vacuolen vor, die charakteristisch auf der zu den

[1]) Die Langerhansschen Inseln im normalen und kranken Pankreas des Menschen, insbesondere bei Diabetes mellitus. Virch. Arch., Bd. 177. Suppl. 1904.

[2]) Travaux de la société des naturalistes de Varsovie. 1898.



Blutgefässen gewandten Seite liegen. Diese Gebilde sowohl wie auch manche andere, nämlich die homogenen Schollen, welche die Kerne als Kappe bedecken und die Trophospongien von Holmgren sind nicht beständig und sind wahrscheinlich nur Ausdrücke eines ungleichen physiologischen Zustandes der Inseln. Gleichfalls müssen im Zusammenhange mit dem Zustande der Inseln auch der grössere oder kleinere Umfang der Zellen sein und ebenso die Menge der in den Zellen sich befindenden Körnchen.

Auf der ersten Figur, die eine typische Langerhanssche Insel vorstellt, treten ganz klar die Strukturunterschiede zwischen den Inselzellen und den zymogenhaltigen Elementen hervor. Die letzten, wie es bekannt ist, sind aus zwei Zonen zusammengesetzt: einer äusseren protoplasmatischen, gestreiften, die einen kugeligen oder ovalen Kern enthält, und einer inneren Zone, die mit Sekretkörnchen ausgefüllt ist, oder im Falle, dass dieselben sich im Fixator, z. B. in der Hermannschen Flüssigkeit auflösen, sieht die innere Zone wie ein Wabenwerk aus. Wenn wir noch hinzufügen, dass in den Ausführungsgängen die Zellen sich ganz homogen zeigen, so wird es klar, dass es unmöglich ist, die Inselzellen mit anderen Gebilden in der Bauchspeicheldrüse zu verwechseln.

Die morphologischen Änderungen des Pankreas, die durch Unterbindung des Ausführungsganges hervorgerufen werden, entwickeln sich ziemlich schnell und der Bequemlichkeit der Beschreibung wegen kann man dieselben in einige Stadien teilen, die ohne scharfe Grenze ineinander übergehen.

Im Laufe des Anfangsstadiums, ungefähr in den zwei ersten Wochen nach der Operation erleiden hauptsächlich die Drüsenschläuche Veränderungen; in ihren zymogenhaltigen Zellen vermindert sich infolge der Sekretentleerung erst die innere, Sekretkörnchen enthaltende Zone und nachher auch die äussere. Die Atrophie der Zellen schreitet allmählich fort und am sechsten Tag nach der Unterbindung begegnet man nur noch als seltenen Ausnahmen Zellen, die eine körnige Innenzone zeigen. Zur selben Zeit kann man in den Zellen die Zeichen der Degeneration wahrnehmen; in ihrem Zellkörper kommen nämlich homogene sphärische Schollen, kleinste Fettröpfchen vor und manchmal auch Nebenkernfiguren in der Weise derer, die von E. Müller beschrieben wurden. Alles das endigt damit, dass der Zellkörper, in welchem man derzeit kaum eine zarte Streifung des Protoplasmas bemerken

konnte, sich in Grundfarbe dunkel gefärbt, Fettröpfchen enthaltend und von runden Vacuolen oder von einem System kleiner Spalten durchdrungen erweist.

Während der Atrophie der Drüsenzellen wechseln die Kerne derselben zuerst nur ihre äussere Gestalt und werden eckig, erhalten aber verhältnismässig lange ihre Struktur. Nachher jedoch unterliegen auch sie regressiven Prozessen, welche augenscheinlich in verschiedenen Zellen nicht auf gleiche Weise verlaufen: bald nach dem Typus der Chromatolyse, bald mittels einfacher Atrophie oder Pyknose. Merkwürdig ist es, dass im Laufe der zweiten Woche nach der Operation nicht selten karyokinetische Figuren in den Drüsenelementen vorkommen; dass aber dieser Prozess keinen regenerativen Charakter hat, sieht man daraus, dass im Körper solcher Zellen ganz deutliche, von uns schon früher beschriebene destruktive Erscheinungen zu bemerken sind. Zum Anfang der dritten Woche bleiben von den Drüsentubuli, die früher die Hauptmasse des Pankreas bildeten, nur kleine Gruppen aus zwei, drei, selten einer grösseren Zahl Zellen übrig, im Verlaufe aber der nächsten zwei Wochen verschwinden spurlos auch diese spärlichen Reste.

Im Gegensatz zu den Drüsentubuli bewahren die Zellen der Langerhansschen Inseln ihre Struktur und charakteristische Lage in Form von Balkennetzwerk und deswegen treten diese Gebilde umso schärfer hervor, als das sie umgebende Drüsen-Parenchym tieferen Veränderungen unterliegt.

Was die Ausführungsgänge anbetrifft, so dehnen sich dieselben nur infolge der Stauung des sie ausfüllenden Sekrets aus. Nachher werden die Epithelzellen, die vorher platt waren, kubisch und erhalten eine unregelmässige Gestalt; von der Mitte der zweiten Woche nach der Unterbindung an beginnt wie in den kleinen, so auch in den mittleren Ausführungsgängen eine Vermehrung der Zellelemente mittels Karyokinese.

In dem Maße, wie die Drüsentubuli zugrunde gehen, schreitet die Entwicklung des sie ersetzenden Bindegewebes fort. Wie unsere Beobachtungen zeigten, wächst die Zahl der Zellelemente im Bindegewebe schon erheblich am vierten bis sechsten Tag, einerseits infolge des Erscheinens von mono- und polynucleären Leukocyten, Plasmazellen von Waldeyer-Unna und Mastzellen von Ehrlich, anderseits wegen einer lebhaften Ver-

mehrung der eigentlichen fixen Bindesgewebszellen. Die Bildung der Bindegewebsfibrillen und elastischen Fasern erscheint zwischen den Läppchen und um die grossen Ausführungsgänge; aber sieben Tage nach der Operation kann man hier und da bemerken, wie die Fädchen des neugebildeten Bindegewebes von der Peripherie nach dem Innern der Drüsenläppchen durchzudringen anfangen; doch nachher schliesst sich noch die Vermehrung ihrer eigenen Bindegewebszellen innerhalb der Drüsenläppchen an.

Im Laufe des zweiten Stadiums, welches die Zeit zwischen dem Anfang der dritten Woche bis zum 40. Tage nach der Unterbindung umfasst, existieren die schon erwähnten Änderungen teils weiter und entwickeln sich, teils aber treten neue Erscheinungen hervor. Auf diese Weise kann man an den kleinen und mittleren Ausführungsgängen die noch nicht zu Ende gebrachte Hyperplasie des Epithels verfolgen, obwohl dieselbe nicht weit so lebhaft, wie vorher erfolgt. Im Bindegewebe dauert überall die Entwicklung der kollagenen und elastischen Fasern fort, welche in der Mitte dieses Stadiums ihr Maximum erreicht und einem gänzlich reifen, fibrillären Gewebe zum Ursprunge dient. Das intralobuläre Bindegewebe, ungeachtet der obenerwähnten zweiseitigen Entwicklungsquelle, bildet sich dabei in sehr geringer Menge, womit sich auch die Verminderung der Läppchen, sowie auch der Bauchspeicheldrüse selbst erklärt. Viel schärfer ist der Entwicklungsprozess in dem interlobulären Bindegewebe, welches sich zugleich zur Umwandlung ins Fettgewebe vorbereitet, ausgeprägt: darauf weist das Erscheinen von Fettröpfchen in den Zellen, deren Zahl und Grösse allmählich wächst.

Einerseits durch das gänzliche Schwinden der Drüsenschläuche und anderseits durch das Überwuchern des Bindegewebes ändert sich der Bau des Pankreas bis zur Unerkennbarkeit. Beim Untersuchen entsprechender Präparate des Pankreas mit schwachen Objektiven, kann man sehr verkleinerte Drüsenläppchen sehen, die voneinander durch genügend breite Züge des fibrillären Bindegewebes getrennt sind. Im Innern der Läppchen, in dem dort existierenden Bindegewebe, befinden sich Ausführgänge mit zum Teil erweiterten Lichtungen und Zellengruppen, die nach näherem Prüfen sich als Langerhanssche Inseln erweisen. Es ist merkwürdig, dass die letzteren jetzt ebenso in Veränderungen hineingezogen werden, welche sich im sichtbaren

Zusammenhange mit der Entwicklung des Bindegewebes befinden und sonderbarerweise keine Aufmerksamkeit der früheren Forscher auf sich lenkten. In der Tat, von der dritten Woche nach der Operation an (Fig. 2) gelingt es sehr selten, Inseln mit charakteristischer Zellenverteilung in einer Art von Balkennetzwerk zu finden; anstatt dessen kommen ununterbrochene grössere oder kleinere Anhäufungen von Zellen vor, die entweder in dieser Gestalt bleiben oder weiteren Umwandlungen unterliegen. Im letzten Falle kann man Schritt für Schritt beobachten, wie das sich entwickelnde Bindegewebe mittels dünner Stränge, welche fixe Zellen und Leukocyten enthalten, ins Innere der Langerhansschen Inseln dringt, sie durchzieht, und den Zerfall der Inseln auf einzelne Balken oder sogar auf geringe Zellengruppen (Fig. 3) hervorruft.[1]) Aber obwohl die Inselzellen ihre typische Lagerung verlieren, bewahren sie ihre innige Beziehung zu den Blutkapillaren, enthalten nach wie vor die eine oder die andere Körnung, und offenbaren keine Zeichen von degenerativen Prozessen. Sonach können wir mit Ssobolew nicht einverstanden sein, dass manche der Zellen, die auf der Peripherie der Inseln gelagert sind, zugrunde gehen, und die von ihm beschriebenen Änderungen (Verminderung und schlechte Färbung der Zellen) stellen nichts charakteristisches dar und erweisen sich höchst wahrscheinlich nicht als Ausdruck der Degeneration, sondern als Resultat ungenügender Behandlung der Objekte.

Das dritte und unseren Beobachtungen nach das letzte Stadium der Veränderungen der Drüse nach Unterbindung des Ductus pancreaticus charakterisiert sich durch definitive Entwicklung von Fettgeweben zwischen den Drüsenläppchen und durch die Degeneration des Epithels der kleinen und mittleren Ausführungsgänge. Deswegen sieht man zu Ende dieses Stadiums auf den Präparaten statt des ehemaligen Pankreas ein reichliches Fettgewebe, im Inneren dessen man Abschnitte von fibrillärem Bindegewebe erkennen kann, die zur Aufnahme von Blutgefässen, grossen Ausführungsgängen oder Langerhansschen Inseln dienen. Zum 70., 75. Tage nach der Operation begegnet man Gängen

[1]) Dergleichen Bilder im Zusammenhang mit nicht genügend ausgeprägter Struktur der Zellen gab vielleicht Mankowski, Hansemann und Sauerbeck die Veranlassung, zu behaupten, dass die Langerhansschen Inseln auf ähnliche Weise wie das Drüsenparenchym umkommen.

mittlerer und kleinerer Grösse fast gar nicht: sie gehen vorher mittels einfacher Atrophie unter, teils aber nach vorheriger vacuolärer oder Fettdegeneration. Die Langerhansschen Inseln stellen hier keinen Unterschied im Vergleich mit dem vorigen Stadium vor, d. h. wir finden auch hier entweder kleine Zellengruppen oder grössere Anhäufungen von Zellen, die manchmal eine so beträchtliche Dimension erreichen (Fig. 4), dass der Gedanke über die Verkleinerung dieser Gebilde ausgeschlossen ist.

Längere Versuche, über 75 Tage hinaus, unternahmen wir nicht, da erstens vom Moment des Schwindens bis zum 75. Tage nach der Operation ein genügender Zeitraum verging und zweitens nach der definitiven Entwicklung des Bindegewebes (was zum 40. Tage geschieht), man kaum irgend welche Änderungen in den Langerhansschen Inseln erwarten durfte. Wir müssen noch hinzufügen, dass Ssobolew, der seine Untersuchungen bis zum 200. Tage nach der Unterbindung verlängerte, während dieser Zeit keine besonderen Veränderungen, ausser der angefangenen Degeneration in den grossen Ausführungsgängen (die Verkalkung deren Wände und die Hyalindegeneration der Fasern), fand.

Das unmittelbare Resultat der oben erwähnten Beobachtungen ist die unzweifelhafte Tatsache, dass die Zellen der Langerhansschen Inseln erhalten bleiben. Wir stimmen in dieser Grundthesis mit Schulze und auch zum Teil mit Ssobolew überein, aber ihnen gegenüber könnten wir Veränderungen der Form und Grösse dieser Gebilde in Abhängigkeit von der Wucherung des Bindegewebes konstatieren.

Es ist gleichfalls ganz klar, dass wenn die Inseln erhalten bleiben und sich auf diese Weise von den zugrunde gehenden Drüsentubuli unterscheiden, so sind die Inselzellen eo ipso unfähig, sich in zymogenhaltige Elemente, wie es viele Autoren (Lewaschew, Pischinger, Laguesse, Mankowski) behaupten, zu verwandeln.[1])

[1]) Anderseits kann man in keiner Weise mit W. Schulze übereinstimmen, da derselbe auf Grund der von ihm erhaltenen Resultate (die Unversehrtheit der Inseln) die Herkunft der Inseln aus den Drüsenschläuchen für unwahrscheinlich hält. Ungeachtet dessen, dass zugunsten dieser Ansicht unsere und Mankowskis direkte Beobachtungen dienen, so stellt solch eine Erscheinung sogar vom theoretischen Standpunkte aus, keine Ausnahme dar. Als Analogie könnten wir zum Beispiel darauf hinweisen, dass manche

Wenn wir endlich in Betracht ziehen, dass die von uns vorgenommenen Analysen des Harns auf Zuckergehalt bei allen operierten Tieren negative Resultate gaben, und wenn wir dies mit dem Faktum zusammenstellen, dass die totale Exstirpation der Drüse die Symptome des Diabetes mellitus hervorruft, so könnten wir daraus natürlich schliessen, dass beim Prozess der Zerstörung des im Blute zirkulierenden Zuckers eben die Langerhansschen Inseln Anteil nehmen.

Man kann gewiss erwidern, dass nach Unterbindung des Ductus pancreaticus, resp. nach dem Ausschluss der Bauchspeicheldrüse aus der Verdauungstätigkeit, sich im Organismus irgend welche andere kompensatorische Vorrichtungen entwickeln, die das Ausscheiden des Zuckers verhindern; wenn man aber von diesem Standpunkte ausgeht, kann man sich nicht die funktionelle Selbständigkeit der Inseln, ihren innigsten Zusammenhang mit den Blutgefässen und auch die verschiedenen Strukturmerkmale der Inselzellen bei verschiedenen sogar nicht operierten Tieren erklären.

Um jedoch diesen letzten Schatten des Zweifels zu beseitigen, dachten wir daran, eine Reihe von Versuchen (an Ferkeln) mit Exstirpation der atrophierten Bauchspeicheldrüse zu vollführen, um auf experimentelle Weise die Zuckerkrankheit bei solchen Tieren hervorzurufen[1]), leider aber hinderten uns daran, wie auch am Studium über die histologischen Änderungen der Inselzellen nach Einführung von Glukose ins Blut der Tiere die Studienaufhebung an den höheren Lehranstalten Russlands.

Zum Schluss muss angemerkt werden, dass die oben angewiesenen Wege zur Bearbeitung der Inselfrage unserer Meinung nach die einzigen zum Ziele führenden zu sein scheinen. Im Vergleich mit ihnen ist das andere Verfahren, nämlich die Untersuchungen der Drüsen von Menschen, die am Zuckerleiden starben, viel weniger zuverlässig, erstens weil man in diesem Falle mit

---

Forscher die Entstehung der Becherzellen aus dem gewöhnlichen Zylinderepithel zulassen, obwohl die Becherzellen eine eigenartige Struktur und eine ganz andere physiologische Bestimmung besitzen, dieselben Forscher verneinen aber die Möglichkeit der Rückmetamorphose.

[1]) Zu solchen Versuchen sind Ferkel am geeignetsten, weil deren Pankreas mit den Wänden des Darmes nicht zusammengewachsen ist, ein kompaktes Organ darstellt und nur einen Ausführungsgang besitzt.



Leichenmaterial zu tun hat, was die Möglichkeit, instruktive mikroskopische Bilder zu erhalten, fast ausschliesst; und zweitens nach der ganz richtigen Äusserung von Sauerbeck, kann in der Pathogenese des Diabetes ausser den Langerhansschen Inseln noch die Hypersekretion des Zuckers durch die Leber eine Rolle spielen.

Alle Operationen wurden für uns im Laboratorium der allgemeinen Pathologie der Universität teils durch Herrn Prof. N. G. Uschinsky, hauptsächlich aber durch unseren Freund, Herrn Dr. A. M. Kasch, ausgeführt. Wir danken hier beiden für die uns in so liebenswürdiger Weise erwiesene Hilfe!

Warschau, 15. Juni 1905.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXVI.

Sämtliche Abbildungen sind von mir mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates (die Projektion auf den Objekttisch) mit Zeiss Ölapochromat 3 mm und Ocular compens. 4 entworfen worden. Die Zeichnungen sind nach Präparaten ausgefertigt, die mit Hermannscher Flüssigkeit fixiert und mit Safranin und Methylgrün gefärbt waren.

Fig. 1 stellt eine Langerhanssche Insel aus einem Kaninchenpankreas in gewöhnlichem Zustande vor. Diese Insel, welche den ganzen peripherischen Abschnitt des Läppchens einnimmt, ist von einer Seite durch Bindegewebe und von den anderen von zymogenhaltigen Drüsentubuli begrenzt.

Fig. 2. Pankreas eines Kaninchens 15 Tage nach Unterbindung des Ductus pancreaticus: in der Mitte eine Langerhanssche Insel, die im Bindegewebe lagert, an den Seiten kleine Gruppen ebensolcher Zellen. Ausführgänge und an drei Stellen geringe Drüsentubulireste.

Fig. 3 stellt das Bild der Bauchspeicheldrüse 40 Tage nach Unterbindung dar; man sieht im Bindegewebe kleine Gruppen von Inselzellen und kleine Ausführungsgänge; Drüsenschläuche sind nicht vorhanden.

Fig. 4. Eine grosse Langerhanssche Insel aus einem Kaninchenpankreas 75 Tage nach der Operation.

Laboratorium für Histologie und Embryologie an der Kaiserl. Neurussischen Universität zu Odessa.

Zwei seltene Fälle von Doppel-Missbildung beim Hühner-Embryo.

Von

Prof. A. Mankowsky.

Hierzu Taf. XXXVII und XXXVIII.

Die im Nachfolgenden beschriebenen beiden Fälle gehören zu den Doppelbildungen und erscheinen gleichsam als äusserste Gegensätze zueinander. — Der eine Fall stellt eine Missbildung mit zwei Köpfen vor, die eine einfache Hinterhälfte und eine verdoppelte Vorderhälfte des Rumpfes besitzt; der andere Fall weist — bei einem gemeinsamen Kopfe oder, richtiger gesagt, bei einer gemeinsamen unförmlichen Bildung, die an einen Kopf erinnert -- zwei vollständig getrennte, regelmässig geformte und nach verschiedenen Seiten gerichtete Rümpfe auf.

Die erste Missbildung wird durch die Abbildung A (Taf. XXXVIII), die zweite — durch die Abbildung B (Taf. XXXVIII) veranschaulicht.

Das Alter der beiden Missbildungen kann mit absoluter Genauigkeit nicht angegeben werden, da die dem Ausbrüten im Thermostat unterworfenen Hühnereier in ganzen Partien eingekauft und in den Thermostaten gebracht worden waren.

Jedenfalls hatte sich das Ei der Missbildung A während der Dauer von drei Tagen im Thermostaten befunden, bei einer Temperatur von 38° C., während das Ei der Missbildung B $4^1/_2$ Tage im Thermostaten gewesen war. Ihrer äusseren Entwicklung nach entsprechen die Embryonen jedoch nicht diesem Alter. So fand ich beim Vergleichen derselben mit den Abbildungen normaler Hühner-Embryonen des F. Keibelschen[1]) Atlasses, das der Missbildung B Fig. 15, Taf. XXXVII und Fig. 15a, Taf. XXXVIII entspricht, d. h. einem Embryo aus einem länger als zwei Tage

[1]) Prof. Dr. F. Keibel, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Zweites Heft. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes (Gallus domesticus) von Prof. Dr. F. Keibel und cand. med. Karl Abraham. Jena 1900.

(51 Stunden) bebrüteten Ei. Die Missbildung A dagegen — obgleich sie bis zu einem gewissen Grade der auf Fig. 14, Taf. XXXVII wiedergegebenen Abbildung ähnlich ist, d. h. einem 48stündigen Embryo, gibt, wie wir weiter unten sehen werden, in ihren verschiedenen Teilen ein Entwicklungsbild, das Embryonen verschiedenen Alters entspricht.

Nachdem die Abbildungen beider Missbildungen fertig gestellt worden waren, wurden die Präparate in Paraffin eingebettet und in Schnitt-Serien zerlegt, wobei die Dicke der Schnitte 12 μ betrug. Von der zweiköpfigen Missbildung waren im ganzen 251 Schnitte erhalten worden, sodass die ganze Länge derselben nach dem Verdichten und dem Einbetten in Paraffin 3,012 mm gleich kam, während in frischem Zustande die Länge ein wenig mehr als 4 mm betragen hatte. Die Missbildung mit einem Kopfe und zwei Rümpfen maß im frischen Zustande 7,5 mm; nach dem Bearbeiten waren 445 Schnitte in einer Dicke von 12 μ erhalten worden, was 5,34 mm ergibt.

Übrigens muss bemerkt werden, dass die Messung durch Zählung aller Schnitte, deren Dicke genau bekannt ist, ohne Zweifel eine bei weitem genauere ist, als wie die Messung des frischen Objektes vermittels eines Zirkels. Aus diesem Grunde kann ein gewisser Teil des Unterschiedes eher einem unvermeidlichen Messungsfehler zugeschrieben werden, als dem Resultate der schrumpfenden Wirkung der fixierenden und härtenden Substanzen. Gehen wir nun zu der genaueren Beschreibung unserer Fälle über.

Wie aus der Abbildung A ersichtlich ist, besitzt die Missbildung mit zwei Köpfen ein gemeinsames Hinterende des Rumpfes, in welchem, der Dicke nach, die linke Hälfte vorwiegt und welches in das hakenförmig gebogene Schwanzende ausläuft. Ungefähr in der Mitte des Rumpfes und bis zur Grenze des vorderen Viertels gegen das zweite Viertel ist eine offene S-förmige Spalte bemerkbar, die eine Spaltung des Rückenmarkkanals vorstellt. Auf dem Niveau des unteren Winkels dieser Spalte verdickt sich der Rumpf der Missbildung, wobei der obere Teil desselben, in zwei Teile sich spaltend, abgerundete Enden ausendet, welche die Form eines Kopfes besitzen. Jeder der Köpfe weist ein Grübchen auf, das der Augenstelle entspricht. Zwischen den Köpfen der Missbildung befindet sich am vorderen Ende eine abgerundete Körperpartie, an deren anderes Ende

sich eine halbkugelförmige Bildung anschliesst, die von einem wulstartigen Rande eingesäumt wird. Der Durchmesser dieses Anhanges ist ein wenig kleiner, als der Durchmesser der linken Hälfte der Missbildung. In nächster Nähe des beschriebenen Anhanges machen sich zwei Defekte im Keimfelde bemerkbar, durch welche der schwarze Untergrund durchschimmert. Diese Defekte sind auf der Zeichnung mit schwarzer Farbe angegeben. In dem die Missbildung umgebenden Keimfelde sind Blutgefässe wahrnehmbar, die miteinander anastomosieren und in ein gemeinsames Gefäss auslaufen, welches diesen Teil des Keimfeldes in ziemlich regelmässigem Bogen abgrenzt.

In der hinteren Hälfte des Rumpfes sind die Urwirbel bemerkbar, deren Zahl auf der linken Seite 10 erreicht, auf der rechten jedoch nur sechs. Auf der rechten Seite ist an Stelle der drei oberen Wirbel unter der Spalte des Rückenmarkkanales nur die Hälfte eines Urwirbels wahrzunehmen, während der letzte unterste Wirbel durch das Schwanzende verdeckt wird

Die zur mikroskopischen Untersuchung bestimmten Schnitte sind zufällig nicht perpendiculär zur Längsachse des Rumpfes ausgeführt, sondern ein wenig schräg, wie dieses auf der Abbildung durch die Richtung der Linien 1—15 (Taf. XXXVIII) veranschaulicht wird. Auf diesen mikroskopischen Schnitten, welchen die Zeichnungen Figg. 1—15 entsprechen, ist folgendes zu bemerken. Auf Fig. 1 (Taf. XXXVII) sehen wir, dass der oben erwähnte Anhang aus Ectoderm (ek) und Entoderm (en) besteht und in dem zwischen diesen befindlichen Zwischenraume Zellenelemente des Mesoderms eingeschlossen sind. Das Ectoderm (ek) stellt das im Dorsalteile offen gebliebene Medullarrohr vor. Unter starker Vergrösserung bestätigt sich vollkommen die Identität der Zellenelemente der Dorsalschicht des Anhanges mit den Zellenelementen des Rückenmarkes. An den Rändern fliesst das Entoderm mit dem Ectoderm zusammen.

Auf dem folgenden Schnitte ist schon eine Sonderung des Entoderms vom Ectoderm bemerkbar und zwar auf dem durch den Kopf der linken Hälfte der Missbildung gehenden Schnitte. Diese Sonderung ist weiter hinten (Taf. XXXVII) deutlicher wahrnehmbar. Auf der Abbildung Fig 2 ist unter der mittleren Entodermfurche das geschlossene Medullarohr (rm_2) sichtbar. Die Chorda dorsalis ist nicht zu bemerken. Auf Fig. 3 (d. 47. Schnitt

der Schnittserie) geht der Schnitt durch beide Köpfe der Missbildung. Im mittleren Teile des Schnittes ist das in mehrere Teile gespaltene Medullarrohr sichtbar. Der Dorsalteil (rm_1) bildet die unmittelbare Fortsetzung der Ectodermalfurche des Anhangs; der ventral gelegene Teil (rm_2) stellt die Fortsetzung des Medullarrohres vor, welches letztere auf dem vorigen Schnitte wahrnehmbar war. Unter demselben ist die Chorda (ch) sichtbar. m_1 und m_2, endlich sind zwei Epithelialinselchen, die sich von Medullarrohr abgespalten haben.

Auf dem folgenden Schnitte ist bloss der Dorsalteil des Medullarrohres sichtbar und die vor letzterem abgespaltenen Theile: m_2, welcher mit dem Medullarrohr zusammenfliesst, und m_1, welcher sich in ein geschlossenes Rohr verwandelt. Die Chorda befindet sich in der Mitte.

Auf Fig. 4 nimmt das Medullarrohr (rm_1) eine äusserst sonderbare Form an, wobei sich der abgespaltene Teil m_1 in einen geschlossen Ring, m_2 dagegen in einen dichten, mit der Hauptmasse des Medullarrohres verschmolzenen Epithelialstrang verwandelt hat.

Zu den weiter hinten liegenden Schnitten nimmt das Medullarrohr schon eine regelmässigere Form an. Durch eine mittlere Scheidewand wird dasselbe in zwei Hälften geteilt, die von der Ventralseite aus in der Richtung zur Chorda offen sind. Von der Dorsalseite aus bemerkt man auf dem Medullarrohr einen zum Ektoderm gerichteten Ausläufer.

In seinem weiteren Verlaufe schliesst sich das Medullarrohr von der Ventralseite aus, dafür spaltet es sich jedoch von der Dorsalseite her und rollt sich in eine Ectodermalplatte aus, die, weiter, sich zu einer Rinne zusammenfügt, über welche das Ectoderm in Gestalt eines Deckmantels angeordnet ist.

Später, mehr hinten, schliesst sich das Medullarohr vollständig, wobei das ganze Bild an den Querschnitt eines normalen Embryos erinnert. Diese Region entspricht schon dem hinteren, ungeteilten Rumpfabschnitte der Missbildung. Im Schwanzende wird das Medullarrohr fast kompakt und geht allmählich, sich leicht zur Seite neigend, in Gestalt eines dichten Stranges in das Schwanzende selbst über.

Auf weiter nach hinten liegenden Schnitten ist ein Knollen bemerkbar, der allem Anschein nach die Anlage der unteren

Extremitäten vorstellt. Aus dem oben angeführten weiteren Studium der übrigen Schnitte geht klar hervor, dass wir es bei der hier gegebenen Missbildung mit einer Spaltung des Medullarrohres zu tun haben, deren Hauptteil (rm_1) sich in der mittleren Linie durch die ganze Länge der Missbildung hinzieht. Dasselbe ist im mittleren Teile der Missbildnng von der Ventralseite aus — im vorderen Ende dagegen von der Dorsalseite aus offen und endet schliesslich in den oben erwähnten Anhang. An der Stelle, wo die Teilung des vorderen Rumpfabschnittes beginnt, zweigen sich zu deiden Seiten des Medullarrohres Ausläufer in Gestalt von kurzen Röhrchen (m_1 und m_2) ab. Die Chorda bleibt in ihrer ganzen Ausdehnung ungeteilt. Was den verdoppelten vorderen Teil des Rumpfes anbetrifft, so lässt sich konstatieren, dass der mikroskopische Bau desselben nicht im geringsten mit den äusseren Formen übereinstimmt. So z. B. fällt vor allen Dingen das Fehlen regelmässig gestalteter Teile des Zentralnervensystems auf. Weiter wurden bei der mikroskopischen Untersuchung der die Augenlage kennzeichnenden Vertiefungen weder Augenbläschen noch eine Einbuchtung des Ectoderms gefunden.

Somit hat die mikroskopische Untersuchung der beschriebenen Missbildung ergeben, das letztere in ihrem Baue weit grössere Abweichungen von der Norm aufweist, als diese auf Grund der mikroskopischen Untersuchung vorausgesetzt werden konnten.

Die zweite Missbildung (Fig. B) besitzt zwei vollständig getrennte Rümpfe, deren Achsen in einem stumpfen Winkel zusammentreffen. An der Stelle, wo die beiden Rümpfe sich berühren, ist ein unbestimmtes formloses Konglomerat bemerkbar das seiner äusseren Form nach sehr wenig an einen Kopf erinnert; letzterer fehlte sowohl auf der linken als auch auf der rechten Seite der Missbildung. Bei näherer Betrachtung der dem Kopfende entsprechenden formlosen Masse unter der Lupe, bemerkt man ein deutlich ausgeprägtes Auge. Wie aus den Zeichnungen ersichtlich ist, sind beide Hälften der Missbildung vollständig symmetrisch gebaut. Sie besitzen fast die gleiche Grösse wie auch fast die gleiche Anzahl von Urwirbeln. An beiden Seiten des gemeinsamen Kopfes sind von oben und von

unten die sich hinaufschiebenden Falten des Amnionsackes bemerkbar. Die linke Hälfte der Missbildung ist in der Richtung der Längsachse etwas stärker ausgebogen als die rechte. Ungeachtet dessen, dass das Medullarrohr in seiner ganzen Ausdehnung vollkommen geschlossen bleibt, lässt sich an beiden Embryonen von der Oberfläche aus eine dunkle Linie wahrnehmen — allem Anscheine nach die durchschimmernde Höhlung des Medullarrohres.

Bei der mikroskopischen Untersuchung des auf Fig. 5 abgebildeten Schnittes (der 24. Schnitt aus der vom Schwanzende angerechneten Serie, entsprechend der Linie 1), sehen wir im oberen Teile der Schnittmitte das quer durchschnittene Auge (au), in welchem, ausser der Augenblase, die Linse und die Hornhaut (Epithel) sichtbar sind. In ebendemselben Teile des Schnittes bemerkt man unten und von rechts einen Teil der Hirnblase (rm_1). Unterhalb im mittleren Teile des Schnittes, ist die Chorda (ch) sichtbar, welche derjenigen Hälfte der Missbildnng angehört, die sich links von dem hier beschriebenen Schnitte befindet. Bei eingehender Betrachtung der Schnittserien, welche der rechten Hälfte des Embryos angehören, lässt sich nicht weit von dem beschriebenen Schnitte die Stelle finden, an welcher das auf Fig. I abgebildete Auge in unmittelbare Verbindung mit dem Zentralnervensystem tritt. Letzteres ist an dieser Stelle bedeutend verunstaltet und seine Höhlung ist verringert.

Auf dem durch Fig. 6, Taf. XXXVII, wiedergegebenen Schnitte (dem 28. der Serie) bemerkt man im Dorsalteile das regelmässig geformte Rückenmark (rm_1) und unter demselben die Chorda (ch), die hier die Richtung von unten nach oben einnimmt, entsprechend der an diesem Teile des Rumpfes befindlichen Biegung. An den Seiten des Rückenmarkes lassen sich sehr deutlich die Urwirbel erkennen.

Von nun ab begegnen wir einem mehr regelmässigen Bau der beiden Rumpfteile. Es sind alle Teile derart angeordnet, wie das beim normalen Embryo der Fall ist. Die einzige bemerkbare Unregelmässigkeit äussert sich in einer Asymmetrie, die möglicherweise durch die schräge Richtung des Schnittes noch verstärkt ist. An manchen Schnitten ist eine Asymmetrie fast gar nicht wahrnehmbar. Im übrigen stimmen die Schnitte der rechten Hälfte der Missbildung dem Baue nach

vollständig überein mit den entsprechenden Schnitten der linke Hälfte.

Auf einem Schnitte durch den Schwanzschnitt der linken Hälfte der Missbildung stellt das Mesoderm zwei gesonderte Blätter vor; das eine derselben liegt dem Ectoderm an, das andere dagegen dem Entoderm. Weiterhin bemerken wir eine Verschmelzung der beiden Mesodermblätter und die Bildung der Darmhöhle in Gestalt einer Spalte unter dem Entoderm.

Auf weiteren Schnitten sehen wir, dass die Ränder der Ectodermeinbuchtung, aus welcher sich das Medullarrohr bildet, nicht vollständig verwachsen sind, die Chorda ist noch nicht wahrnehmbar. Eine detaillierte Schilderung der übrigen Schnitte erscheint wegen der fast normalen Bildung überflüssig. Was das Medullarrohr anbetrifft, so zieht sich dasselbe ununterbrochen durch die ganze Länge beider Hälften der Missbildung und weist in seiner ganzen Ausdehnung eine für beide Hälften gemeinsame Höhlung auf; es lässt sich deshalb nicht bestimmen, welcher von beiden Hälften der Missbildung das einzige, vorhandene Auge angehört.

Wenn wir nun die beiden hier beschriebenen Fälle miteinander vergleichen, so sehen wir, dass die zweiköpfige Missbildung fast in allen ihren Teilen Abweichungen vom normalen Bau aufweist. Diese Abweichungen äussern sich am schärfsten dadurch, dass das Rückenmark eine Spaltung erleidet und von demselben sich Seitenausläufer abzweigen und schliesslich der vordere Rumpfabschnitt sich in zwei Köpfe teilt. Die zweite Missbildung besteht aus zwei Embryonen, die, mit Ausnahme des Kopfendes, in ihrer ganzen Ausdehnung einen normalen Bau aufweisen. Das stark missgestaltete Kopfende gehört beiden Hälften gemeinsam an. Ausser den oben beschriebenen Abweichungen von der Norm, finden sich bei der erwähnten Missbildung bloss ein einziges Auge, sodass dieser Fall auch als Beispiel für Cyklopie gelten kann und zwar dieser mit um so grösserem Rechte, als auch auf keinem einzigen der Schnitte nur eine Spur eines zweiten Auges entdeckt werden konnte.

Was den Entstehungsmechanismus der beschriebenen Doppelbildungen anbetrifft, so können wir, ohne uns auf eine Kritik der

vorhandenen Theorien einlassen zu wollen, auf Grund der oben beschriebenen mikroskopischen Bilder mit Bestimmtheit behaupten, dass im ersten Falle (Fig. A) bei der zweiköpfigen Missbildung eine Spaltung stattgehabt hat.

Im zweiten Falle dagegen (Fig. B) ist es äusserst schwierig die kategorische Behauptung aufzustellen, ja sogar nur vorauszusetzen, dass die Missbildung durch Spaltung zustande gekommen sei. Für einen solchen Schluss sprechen indessen folgende Gründe: erstens der durchaus regelmässige Bau und die Symmetrie fast des ganzen Rumpfes beider Hälften der Missbildung; zweitens die Kreuzung der Längsachsen beider Hälften unter einem äusserst stumpfen Winkel und, drittens die sich hieraus ergebende bedeutende Entfernung zwischen den Schwanzenden der einen wie auch der anderen Hälfte.

Jedenfalls kann die Untersuchung der Missbildung B auch zugunsten dessen sprechen, dass die Spaltung nicht als einzige Entstehungsweise für Doppelbildungen betrachtet werden kann. Es dürfte vielleicht mehr gerechtfertigt sein, für Fälle dieser Art die Möglichkeit einer Verschmelzung von zwei besonderen Embryonen anzuerkennen, welche, im Wachstum begriffen, mit ihren Kopfenden aufeinander trafen und schliesslich verwuchsen. Obgleich Fälle von Doppelbildung, die den soeben beschriebenen ähnlich sind, nur sehr selten angetroffen werden, so haben wir doch in unserer einheimischen Literatur Beschreibungen und Abbildungen von Missbildungen vorgefunden, die den unseren sehr ähnlich waren. So z. B. haben P. Mitrofanoff[1]) und A. Ptizin[2]) eine zweiköpfige Hühnchenmissbildung beschrieben, welche P. Mitrofanoff[3]) mikroskopisch untersucht hat. Es unterschied sich diese Missbildung von unserer zweiköpfigen (A) durch einen weniger symmetrischen Bau und ein jüngeres Alter. Mitrofanoff[4]) weist auch auf

[1]) P. Mitrofanoff. Über missbildende Abweichungen in der Anfangsentwicklung eines Hühnchens. Separat-Abdruck aus den: „Arbeiten des zootomischen Laboratoriums an der Universität zu Warschau", 1894 (Russisch).

[2]) A. Ptizin. Beobachtungen über die Entwicklung des peripheren Nervensystems beim Hühnchen. Separat-Abdruck aus den: „Arbeiten des zootomischen Laboratoriums an der Universität zu Warschau", 1892 (Russisch).

[3]) loco cit.

[4]) loco cit.



früher beschriebene derartige Fälle hin: Dareste[1]), Gerlach[2]), Klaussner[3]) und Hoffmann[4]).

Doppelbildungen mit einem gemeinsamen Kopfe sind bedeutend seltener anzutreffen und zwar derart selten, dass P. Mitrofanoff[5]) sich nicht entschloss, einen ihm zugekommenen Fall einer mikroskopischen Untersuchung zu unterwerfen, sondern denselben bloss seiner äusseren Formen nach beschrieb. Der Fall, von dem hier die Rede ist, ist fast identisch mit dem unseren und unterscheidet sich von letzterem nur durch ein jüngeres Alter. Analoge Fälle sind von Rauber[6]) und Dareste[7]) veröffentlicht worden.

Unsere Missbildung (B) weist ausser der Zweiteilung noch Cyklopieerscheinung auf, wodurch dieselbe zu einer um so selteneren gestaltet wird.

Was die Entstehungsursachen von Doppelbildungen anbetrifft, so lässt sich gegenwärtig über dieselben noch weniger sagen, als über den Mechanismus der Entstehung von Missbildungen überhaupt. Allerdings haben zahlreiche experimentelle Untersuchungen schon soviel Licht gebracht, dass man annehmen kann, die Entstehungsursachen von Missbildungen seien grösstenteils in äusseren Einflüssen auf den Embryo zu suchen. In einem solchen Schlusse neigt auch W. Tonkoff[8]) auf Grund seiner sorgfältig ausgeführten und vorzüglich durchstudierten

[1]) C. Dareste. Recherches sur la production artificielle des monstruosités. (Von Mitrofanoff zitiert).

[2]) L. Gerlach. Die Entstehungsweise der Doppelmissbildungen bei den höheren Wirbeltieren, 1890.

[3]) F. Klaussner. Mehrfachbildungen bei Wirbeltieren. 1890. (Zitiert von Mitrofanoff).

[4]) C. Hoffmann. Über einen sehr jungen Anadidymus des Hühnchens. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. 41, 1893

[5]) loco cit.

[6]) A. Rauber. Die Theorien der excessiven Monstra. Virchows Archiv. Bd. 71 (1877), H. 2, S. 133. (Der von Rauber beschriebene Fall unterscheidet sich von dem unseren durch ein jüngeres Alter und durch einen anderen Bau des gemeinsamen Kopfes).

[7]) loco cit.

[8]) Prof. W. Tonkoff. Über die Entwicklung von Doppelbildungen aus dem normalen Ei. Separat-Abdruck aus den: „Travaux de la Société Imp. des Naturalistes de St. Petersbourg". T. XXXV, fasc. 2.

Versuche. Worin aber dieser Einfluss der äusseren Umgebung besteht und welcher von den „äusseren“ Faktoren vorzugsweise einwirkt — das sind Fragen, deren Lösung gegenwärtig unser Interesse besonders in Anspruch nimmt. Eingehender beschriebene Fälle haben deshalb ihren Wert und so habe ich mich denn auch zu dieser Mitteilung entschlossen.

Erklärung der Abbild. auf Taf. XXXVII u. XXXVIII.

Bezeichnungen auf den Abbildungen.

ek = Ectoderm.
en = Endoderm.
me = Mesoderm.
rm_1 = Medullarrohr.
m_1 = der von rechts abgespaltene Anteil des Medullarrohres.
m_2 = der von links abgespaltene Anteil des Medullarrohres.
ch = Chorda dorsalis.
au = Auge.
am = Amnionfalte.
h = Herzanlage.

Fig. A (Taf. XXXVIII) stellt die zweiköpfige Missbildung bei 16facher Vergrösserung vor; Fig. B (Taf. XXXVIII) die Doppelbildung mit einem gemeinsamen Kopfe, gleichfalls bei 16facher Vergrösserung.

Alle unten angeführten Zeichnungen sind bei 70facher Vergrösserung ausgeführt worden.

Fig. 1. (Taf. XXXVII). Schnitt durch die Missbildung A auf dem Niveau der Linie 1—1; 16. Schnitt der Serie.
Fig. 2. Schnitt durch die Missbildung A auf dem Niveau der Linie 3—3; 36. Schnitt der Serie.
Fig. 3. Schnitt durch die Missbildung A auf dem Niveau der Linie 4—4; 47. Schnitt der Serie.
Fig. 4. Schnitt durch die Missbildung A auf dem Niveau der Linie 6—6; 56. Schnitt der Serie.
Fig. 5. Schnitt durch die Missbildung B in der Richtung der Linie I—I; 241. Schnitt der Serie.
Fig. 6. Schnitt durch die Missbildung B in der Richtung der Linie II—II; 281. Schnitt der Serie.

Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.

Über das Verhalten der Fibrillen des Achsenzylinders an den Ranvierschen Einschnürungen der markhaltigen Nervenfasern.

Von

P. Schiefferdecker.

Hierzu Tafel XXXIX.

Gegen Ende des Winters 1904/05 veröffentlichte Retzius (6) eine Arbeit: „Punktsubstanz", „nervöses Grau" und „Neuronenlehre", in welcher er unter anderem auch Abbildungen gab von dem Verhalten der Neurofibrillen an den Ranvierschen Einschnürungen nach Behandlung der Nervenfasern mit der Kupfferschen Osmiumsäure-Fuchsin-Methode. Diese Abbildungen waren nach seiner Angabe schon im Jahre 1888 gemacht worden. Er sagt dazu im Text, indem er sich gegen die Behauptung von Bethe wendet (S. 17), das folgende:

„Die Substanz des Achsenzylinders verschmälert sich nur an den Einschnürungen und tritt sonst unverändert hindurch. Nach allem, was ich sehen kann, vermindert sich hierbei die Anzahl der Neurofibrillen in nicht unbedeutendem Maße, aber auch die Perifibrillarsubstanz verringert sich nicht wenig. Es hängt diese Tatsache nur damit zusammen, dass beide, die Fibrillen ebenso wie die Perifibrillarsubstanz, Strukturbestandteile des Achsenzylinderprotoplasma ausmachen. Im Gegensatz zu Bethes Auffassung betrachte ich diese Verhältnisse als gute Stützen der Neuronenlehre und keineswegs als Gegenbeweise gegen dieselbe. Der Achsenzylinder verhält sich an den Einschnürungen etwa in derselben Weise, wie Dogiel es bei den Grandryschen Körpern beschrieben hat; gerade wie hier die Substanz des Achsenzylinders bei dem Übergange zur Endscheibe wächst und die Neurofibrillen sich sowohl durch Teilung als Verdickung vermehren, ebenso geschieht es zu beiden Seiten der Einschnürungsstellen. Eine Verschmälerung, aber keine Unterbrechung der Substanz ist vorhanden; die Fibrillen sowohl als die Perifibrillarsubstanz setzen sich durch die Einschnürung beide kontinuierlich fort."

Ich hatte mich in dem genannten Winter ebenfalls mit Untersuchungen über die Achsenzylinderfibrillen beschäftigt und hatte, bevor ich die Retziussche Arbeit erhielt, schon ganz ähnliche Bilder gewonnen, und zwar ebenfalls mit der Kupfferschen Methode, da ich mit der Silbermethode von Cajal für

diesen Zweck wenigstens keine Erfolge gehabt hatte. Die Mitteilung von Retzius war mir eine willkommene Bestätigung meiner Befunde. Ich wollte diese zuerst im Zusammenhange mit anderen Befunden veröffentlichen, ziehe es aber vor, es schon jetzt zu tun. Wenn ich diese Befunde hier nach der Retziusschen Arbeit noch veröffentliche, so geschieht es aus dem Grunde, weil die Abbildungen, welche ich geben kann, noch etwas mehr zeigen als die von Retzius, und weil auf diese Weise die Verhältnisse noch etwas klarer werden. Wie meine Abbildungen (Taf. XXXIX, Fig. A, B) erkennen lassen, tritt bei den hier dargestellten Nervenfasern, welche aus dem Ischiadicus des Frosches stammen, an der Ranvierschen Einschnürung eine recht erhebliche Verschmälerung des Achsenzylinders ein. An dieser verschmälerten Stelle sieht man nun einige wenige, aber verhältnismässig sehr dicke Fibrillen in dem Achsenzylinder verlaufen. Bei den hier abgebildeten Fasern sind es drei bis vier, welche oberflächlich liegen und noch eine bis drei andere, welche tiefer liegen. Die oberflächlich liegenden, welche am klarsten hervortraten, sind am deutlichsten gezeichnet, die tiefer liegenden weniger deutlich. Rechnen wir alle zusammen, so erhalten wir bei Faser A sechs, bei Faser B fünf Fibrillen. Nach den Bildern kann man wohl annehmen, dass in den beiden hier abgebildeten Fasern der Schnitt ungefähr durch die Mitte der Dicke des Achsenzylinder gegangen ist, wir würden demnach an einer Ranvierschen Einschnürung bei Fasern von dieser Dicke aus dem Ischiadicus des Frosches etwa zehn bis zwölf Fibrillen finden. Auf beiden Bildern sieht man, dass nach beiden Seiten hin, ein wenig jenseits der Einschnürungsstelle eine deutliche Zweiteilung jeder Fibrille eintritt. Verfolgt man diese Äste weiter, so sieht man, dass durchschnittlich noch eine Zweiteilung eintritt. Es würden also durchschnittlich etwa vier von den gewöhnlichen, in einem Segmente verlaufenden Achsenzylinderfibrillen, „den Segmentalfibrillen", zu einer von diesen dicken Fibrillen in der Ranvierschen Einschnürung, den „Einschnürungsfibrillen", gehören, mitunter vielleicht weniger, mitunter vielleicht mehr. Es ist ja selbstverständlich, dass es sehr schwer ist, bei diesen so sehr zarten Bildern sich über solche Zahlenverhältnisse genau klar zu werden. Das eben Mitgeteilte schien mir aber nach den vorliegenden Präparaten einigermaßen zu stimmen. Die

letzten zu diesem Systeme gehörigen Teilungen lagen schon ziemlich weit ab von der Einschnürung: bei Faser A gleich jenseits des Endes des ersten Lantermannschen Segmentes (nach oben hin), bei Faser B etwas über die Mitte dieses Segmentes hinaus (nach unten hin). Weiterhin liess sich eine Teilung nicht mehr auffinden: die Fibrillen verliefen einfach nebeneinander, eventuell sich unter verschiedenen Winkeln überkreuzend, eine Verbindung zwischen ihnen war aber nicht aufzufinden. Diese Beobachtungen liessen sich noch an einer ganzen Anzahl weiterer Fasern machen, doch waren die hier dargestellten diejenigen, welche am günstigsten getroffen waren. Wir finden also an jeder Ranvierschen Einschnürung des hier untersuchten Nerven eine Konzentration der Fibrillenmasse auf wenige dickere Fibrillen. Stellen wir uns nun vor, dass an jeder Ranvierschen Einschnürung in einer Faser sich dieser Prozess wiederholt, so würden wir ganz lang gestreckte Netzmaschen erhalten, deren Knotenpunkte in den Ranvierschen Einschnürungen liegen. Es sind nun zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder legen sich die von einer Einschnürungsfibrille herstammenden Segmentalfibrillen bei der nächsten Einschnürung wieder zu einer solchen zusammen, dann würden wir im Verlaufe der ganzen Nervenfaser kurze Stücke von dicken Fibrillen bekommen, welche durch ein aus dünnen Fibrillen bestehendes Netzwerk mit sehr langen Maschen immer wieder verbunden sind, jedes System würde aber für sich, getrennt von den übrigen, verlaufen; oder es vereinigen sich nicht immer wieder dieselben Segmentalfibrillen zu einer Einschnürungsfibrille, sondern es treten einige von den Ästen zu Nachbarfibrillen über, dann würden wir in dem Achsenzylinder ein gemeinsames Fibrillennetz erhalten, ebenfalls mit sehr langen Maschen, bei dem aber alle „Einschnürungsfibrillen“ untereinander durch Netze der „Segmentalfibrillen“ verbunden sein würden. Welche von diesen beiden Arten des Verlaufes hier vorkommt, habe ich bis jetzt nicht ergründen können, es war nicht möglich, die Fibrillen genau durch ein ganzes Segment hindurch zu verfolgen. Die „Segmentalfibrillen“ kreuzen sich in ihrem Verlaufe so oft, die Nervenfaser ist von dem Schnitte stets mehr oder weniger ungleichmässig getroffen, kurz, es müsste ein ganz besonders günstiger Zufall sein, welcher

es erlauben würde, eine solche Feststellung zu machen. Der Umstand, dass bei den Teilungen zu beiden Seiten der Ranvierschen Einschnürung eine wirkliche Netzbildung nicht auftritt, sondern nur eine verhältnismässig doch sehr kleine Anzahl von Teilungen zu finden ist, die immer einer Einschnürungsfibrille entsprechen, macht es mir bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich, dass wir es in dem Achsenzylinder in der Tat nicht mit allgemeinen Netzen zu tun haben, sondern mit einzelnen, für sich verlaufenden Fibrillenzügen. Dies ist aber natürlich noch lange kein Beweis dafür. Zählt man die Segmentalfibrillen und die Einschnürungsfibrillen, so erhält man übrigens wieder Zahlen, welche etwa in dem oben angegebenen Verhältnisse zueinander stehen (4 : 1).

Wie Retzius (6) dies in seiner Arbeit schon hervorgehoben hat. entspricht der hier geschilderte Bau des Achsenzylinders sehr gut den von Dogiel (1) gemachten Angaben in bezug auf die Grandryschen Körperchen. Bei dem Eintritte des Achsenzylinders in die Endscheiben findet hier nach Dogiel eine starke Vermehrung der Fibrillen statt; eine solche kommt also vor. Es müsste nun eventuell noch nachgewiesen werden, ob das letzte Stück des Achsenzylinders vor dieser Vermehrung der Fibrillen vielleicht einer Ranvierschen Einschnürung in seinem Baue entsprechen würde. Weiter hat Dogiel aber auch nachgewiesen, dass an den Teilungsstellen der Achsenzylinder, die ja immer mit einer Ranvierschen Einschnürung zusammenfallen, eine Vermehrung der Fibrillen verbunden mit Netzbildung statt hat. Es wäre ja sehr wohl denkbar, dass die von Dogiel angenommene Fibrillenvermehrung an diesen Stellen einfach auf dem hier mitgeteilten Vorgange beruhte, ohne dass eine wirkliche Netzbildung einträte. Auch dieses müsste noch genauer untersucht werden.

Dieser Bau des Achsenzylinders ist nun ein ausserordentlich merkwürdiger und interessanter. Es spricht ja, wie ich das schon in früheren Arbeiten (3, 4) betont habe, und wie das auch Kölliker angenommen hat, so manches dafür, dass die Markscheide als eine Abscheidung aus dem Achsenzylinder entsteht. Wie das bekannt ist, und wie ich das in einer früheren Arbeit (4) ausdrücklich durch Abbildungen und Text hervorgehoben habe, ist die Markscheide bei jungen Tieren zuerst sehr dünn und wird im Laufe der weiteren Entwicklung immer stärker. Dadurch

entstehen auch die stärkeren Einschnürungen an den Ranvierschen Schnürringen. Bei den jungen Fasern stellt die Schwannsche Scheide im wesentlichen ein gleichmässig dickes Rohr dar, nur ganz leichte Einbuchtungen, entsprechend der noch sehr dünnen Markscheide, zeigen sich an den Stellen der Ranvierschen Einschnürungen, erst allmählich, mit der immer mehr zunehmenden Dicke der Markscheide, werden diese Einschnürungsstellen scheinbar immer enger, da eben im Verlaufe der Segmente die Schwannsche Scheide durch das an Dicke zunehmende Mark und den ebenfalls hier stärker wachsenden Achsenzylinder immer mehr ausgedehnt wird. Wie sich die Neurofibrillen während der Entwicklung im Achsenzylinder verhalten, ob sich von vorne herein die beschriebenen Fibrillenverhältnisse vorfinden, oder ob sich diese erst im Laufe der weiteren Entwicklung ausbilden, wissen wir noch nicht. Wir wissen vorläufig nur, dass sich an bestimmten Stellen des Achsenzylinders eine Markumhüllung nicht ausbildet, und dass diese Stellen infolgedessen später zu den Ranvierschen Einschnürungen werden. Wir wissen jetzt ferner, dass an diesen Stellen die Fibrillen sich anders verhalten als in jenem Stücke, welches von der Markscheide umhüllt wird, und dass der Achsenzylinder hier dünner bleibt. Ist nun das eigentümliche Verhalten der Fibrillen an der Stelle der Ranvierschen Einschnürung nur ein Zeichen dafür, dass der Achsenzylinder an dieser Stelle eine Markhülle nicht abzuscheiden vermochte? Oder ist das Fehlen der Markscheide an dieser Stelle eine Ursache für die veränderte Ausbildung der Fibrillen? Diese Fragen werden sich nur durch die Untersuchung der Entwicklungszustände beantworten lassen.

Die Interfibrillarsubstanz oder Perifibrillarsubstanz, das Axoplasma, wie ich es seiner Zeit genannt habe (3), ist auf diesen Präparaten in seinem Verhältnisse zu den Fibrillen sehr klar zu beobachten. Wie die Abbildungen zeigen, ist die Menge des Axoplasmas im ganzen weit grösser als die Menge der Fibrillensubstanz. An der Stelle der Einschnürung nimmt die Menge des Axoplasmas erheblich ab, immerhin überwiegt sie aber auch noch bei weitem die Menge der Fibrillensubstanz. Wenn man die Dicke der Einschnürungsfibrillen

mit der der Segmentalfibrillen vergleicht, so macht es den Eindruck, als ob die ersteren etwa doppelt so dick wären, wie die letzteren. Genau messen liess sich das nicht, da diese feinen Fädchen sich an der Grenze der Messbarkeit befinden. Nehmen wir das angegebene Verhältnis als richtig an, so würde, da etwa vier Segmentalfibrillen auf eine Einschnürungsfibrille entfallen, die Gesamtmasse der Fibrillen annähernd unverändert bleiben. In dieser Beziehung verhält sich das Axoplasma wesentlich anders. Auf den hier gegebenen Abbildungen beträgt der Durchmesser des Achsenzylinders an den Einschnürungen etwa die Hälfte von dem in dem Segmente. Wir würden demnach für den Querschnitt nur den vierten Teil rechnen können. Wenn also die Fibrillenmasse, wie wir das angenommen haben, annähernd unverändert bleibt, so würde die Masse des Axoplasmas an den Einschnürungen nur etwa den vierten Teil in diesem Falle betragen. Es würde also auf dieselbe Fibrillenmasse nur etwa der vierte Teil der Axoplasmamasse kommen. Für die physiologische Tätigkeit des Achsenzylinders muss dieser Umstand von Bedeutung sein. Sollte die von mir vor kurzem aufgestellte Hypothese (5), dass bei der spezifischen Tätigkeit der Ganglienzellen und der Nerven die Fibrillen und das Plasma sich in einem chemischen Gegensatze befinden, und dass infolgedessen eine starke chemische Umsetzung zwischen beiden Teilen stattfindet, eine Umsetzung, bei der die Grösse der Oberfläche des Fibrillennetzes eine wesentliche Rolle spielt, richtig sein, so würden wir annehmen müssen, dass an den Stellen der Ranvierschen Einschnürungen dieser chemische Umsatz jedesmal ein geringerer ist als innerhalb der Segmente. Denn nicht nur die Menge des Axoplasmas hat sich etwa auf den vierten Teil verringert, sondern auch die Oberflächengrösse der Fibrillen ist etwa auf die Hälfte gesunken. Es würde also auf diese Weise die Fortleitung der Nervenerregung im Achsenzylinder jedenfalls eine kompliziertere werden als man bisher anzunehmen Grund hatte.

Nun gelten ja die Stellen der Ranvierschen Einschnürungen als diejenigen, an welchen die Nahrungsstoffe zu dem Achsenzylinder gelangen. Es beruht diese Annahme darauf, dass verschiedene Reagentien an

diesen Stellen besonders leicht den Achsenzylinder zu erreichen vermögen. An der Stelle der Einschnürung liegt um den Achsenzylinder herum ein Ring einer besonderen Substanz, den ich seiner Zeit als „Zwischenscheibe“ bezeichnet habe (4). Diese Substanz wird sicher ebenfalls für die hier anzunehmenden Vorgänge von wesentlicher Bedeutung sein. Sie liegt innerhalb der Schwannschen Scheide. Wie ich schon früher hervorgehoben habe (5), scheint es mir, dass man die Schwannsche Scheide als aus Neurogliazellen aufgebaut ansehen kann, und dass man annehmen kann, dass diese Zellen hier ebenso, wie im Zentralnervensysteme die Bedeutung haben, die Nervenzelle, also in diesem Falle den Neuriten derselben, zu ernähren, und zweitens die nervösen Gebilde, also in diesem Falle wiederum den Neuriten, gegen das Bindegewebe, in diesem Falle die Endoneuralscheide, abzuschliessen. Wenn die Schwannsche Scheide dem Achsenzylinder verhältnismässig nahe anliegt und von ihm nicht mehr durch eine mehr oder weniger dicke Markscheide getrennt wird, so kann das nur günstig für die Ernährung sein. Bei der vollständig plattenförmigen Umbildung, welche die Schwannschen Zellen bei dem Aufbaue der Schwannschen Scheide erlitten haben, kann man kaum annehmen, dass sie noch wirklich Nahrungsmaterial für den Achsenzylinder liefern; ihre Funktion wird wahrscheinlich nur darin bestehen, elektiv auf die hindurchtretenden Stoffe zu wirken, welche aus den Blutgefässen durch Vermittlung des von diesen ausgehenden Lymphstromes das Nahrungsmaterial der Nervenfaser zuführen. Ich habe schon früher angenommen, dass die Markscheide als eine Schutzhülle anzusehen sei, welche die Nervenfaser weniger empfindlich gegen äussere Einflüsse und damit unabhängiger von solchen macht. Ich habe in meiner Gewebelehre (3., S. 208) gesagt: „Die nicht unterbrochene Markscheide bildet direkt einen Schutz und an den Unterbrechungen liegen bestimmte Substanzen, die vielleicht auch noch die Fähigkeit besitzen, aus dem zugeführten Materiale eine Auswahl zu treffen, indem sie nur bestimmte Stoffe hindurchlassen.“ Wir finden bei der markhaltigen Nervenfaser zwei Arten von Unterbrechungen: die Ranvierschen Einschnürungen und die Lantermannschen Einkerbungen, in beiden liegen, wie ich seiner Zeit nachgewiesen habe (4), bestimmte Substanzen, welche die „Zwischenscheiben“ und die „Zwischen-

trichter" bilden. An diesen Stellen also könnten Substanzen durch die Markscheide hindurchtreten. Auch die Lantermannschen Einkerbungen treten schon bei den jungen Fasern mit ganz dünner Markscheide auf, die in ihnen liegende Substanz lässt sich schon in diesen Stadien durch Silber darstellen, nur sind die Einkerbungen gerade so, wie die Ranvierschen Einschnürungen, in diesen Stadien noch sehr flach. Der Achsenzylinder hängt weder mit der Substanz der Schnürringe noch mit der der Lantermannschen Einkerbungen zusammen. Hiergegen spricht auch nicht die von Kaplan (9) in seiner schönen Arbeit gefundene Gleichartigkeit der Färbung des Axoplasmas (Myelo-Axostroma) mit der der Markscheidenkittsubstanz (Zwischenscheiben und Zwischentrichter). Dass die Lantermannschen Einkerbungen und die Ranvierschen Einschnürungen nicht dieselbe Bedeutung haben werden, ist ja wohl an sich wahrscheinlich. Ob die in ihnen liegenden Substanzen, welche die Zwischenscheiben und die Zwischentrichter bilden, die gleichen sind, oder in wieweit sie verschieden sind, wissen wir auch noch nicht. Mit der Kaplanschen Färbung färben sie sich ja gleich, aber ebenso färbt sich auch das Axoplasma, das doch sicher von ihnen verschieden ist; es ist ja überhaupt bekannt, dass man aus der gleichen Färbung verschiedener Substanzen in keiner Weise auf ihre Identität schliessen kann. Ich habe nun seiner Zeit noch angenommen (4), dass zwischen der äusseren Oberfläche des Achsenzylinders und der inneren Oberfläche der Markscheide sich ein ausserordentlich feiner Spaltraum befindet, der „Periaxiale Spaltraum". Ich sagte damals (4, S. 477) das folgende:

„Behandeln wir eine frische Faser mit Kochsalzlösung oder setzen wir noch Wasser hinzu, so sehen wir, wie das schon öfter beschrieben worden ist, den Achsenzylinder sich von der glatten Innenwand der Markscheide an manchen Punkten abheben. Die glatte Aussenwand des Achsenzylinders, gebildet durch seine Rinde, liegt also der glatten Innenwand der Markscheide an, ohne mit ihr verbunden zu sein. Es ist das ja eigentlich selbstververständlich nach allem Vorhergehenden, aber man stellt sich die reellen Verhältnisse oft nicht so naturgetreu vor Augen, wenn man nicht eine Veränderung eintreten sieht, die das Normale stört und dadurch gerade es hervorhebt. So hier bei dem Achsenzylinder, der ohne einen Spalt erkennen zu lassen, der Markscheide dicht anliegt, so den Gedanken kaum aufkommen lässt, dass ein Spaltraum zwischen ihm und der Markscheide sich befindet, und diesen Gedanken sofort entstehen lässt, sowie die von aussen einwirkende Flüssigkeit ihn von der Wand abdrängt. Es folgt daraus also, dass

zwischen Achsenzylinder und Markscheide ein Spaltraum existiert, etwa vergleichbar dem, der zwischen den beiden Blättern einer serösen Membran z. B. der Pleura vorhanden ist. Es ist ein Spaltraum von so geringen Dimensionen, dass er für gewöhnlich unsichtbar ist, und doch muss er theoretisch vorhanden sein und mit einer minimalen Flüssigkeitsschicht wahrscheinlich erfüllt sein, denn wo ein solches Aneinanderliegen von Membranen, Körpern besteht und Flüssigkeit daneben existiert, da muss auch durch die Gewalt der Kapillarattraction eine, wenn auch noch so dünne Flüssigkeitsschicht sich zwischen den Körpern oder Membranen befinden, es sei denn, dass die Körper derartig beschaffen sind, dass sie direkt aneinander festhaften, festkleben, wovon hier nach Allem nicht gut die Rede sein kann. Flüssigkeit ist nun aber in Gestalt von Lymphe genug da, und von dieser wird sich so viel einschieben, als gemäss der Kompressibilität oder Ausdehnungsfähigheit des Achsenzylinders und der Markscheide dazwischen kommen kann. Das scheint nun eben sehr wenig zu sein. Wir haben also in der Tat einen „periaxialen Raum“ und eine „periaxiale Flüssigkeit“, wenn ich hier zwei alte Namen anwenden darf, welche sehr gut für das zu Bezeichnende passen, aber in der Tat ursprünglich in einem teilweise wenigstens anderen Sinne gebraucht worden sind.“

Etwas weiter sagte ich dann (S. 479):

„Der hier angenommene „periaxiale Spaltraum“, wie ich ihn zum Unterschiede von dem Klebsschen nennen will, muss für die Ernährung des Achsenzylinders von grosser Bedeutung sein. An den Stellen der Zwischenscheiben und vielleicht auch der Zwischentrichter tritt die ernährende Flüssigkeit zu, wirkt auf die „periaxiale Lymphe“, wie man die hier befindliche Flüssigkeit wohl mit Recht nennen kann, und durch diese gleichmässig auf den Achsenzylinder. Dass dies in der Tat der Fall ist, sieht man, wenn man ein relativ grobes Beispiel nicht verwerfen will, an der Einwirkung der Silberlösung auf den aus dem Körper entfernten Nerven. Von den Stellen der Zwischenscheiben aus nach beiden Seiten hin mehr oder weniger weit erscheint der Achsenzylinder gefärbt. Der Achsenzylinder ist nicht gefärbt, sondern die in dem periaxialen Spaltraume entstandenen Gerinnsel. Man kann leicht konstatieren, dass an solchen Silberpräparaten der, wie oben schon hervorgehoben wurde, geschrumpfte und oft bandförmig aussehende Achsenzylinder von einer braungefärbten, körnig-geronnen erscheinenden Scheide umgeben ist, die ihn durch die Zwischenscheibe hindurch begleitet und in der unmittelbaren Nähe dieser häufig mehr oder weniger bedeutende, mehr oder weniger auf beiden Seiten gleichmässige Verdickungen zeigt, die vielleicht den „renflements biconiques“ von Ranvier entsprechen und nur daher rühren können, dass hier bei der ersten Berührung der Silberlösung mit der Lymphe bedeutendere Niederschläge sich bilden. Zn dieser selben Art der Färbung gehören auch die bekannten Frommannschen Linien.“

Das, was ich damals gesagt habe, halte ich auch heute noch für richtig. Die marklose Nervenfaser wird innerhalb ihrer Schwannschen Scheide zweifellos von einer dünnen Lymphschicht

umgeben sein, welche zwischen ihr und der Scheide sich befindet, natürlich nur so weit als sie von einer vollständigen Schwannschen Scheide umgeben ist. Ich habe s. Z. zwei Arten von marklosen Fasern je nach der mehr oder weniger vollständigen Umhüllung durch die Schwannsche Scheide unterschieden (3, S. 184 ff.). Bei der zweiten wurde ein ganzes Bündel von feinen Achsenzylindern nur durch einige Schwannsche Zellen hin und wieder umgeben und so zu einem Bündel zusammengefasst (so bei den Milznerven etc.). Im letzteren Falle wird der Lymphstrom natürlich überhaupt ungehindert zu den Achsenzylindern heranzutreten vermögen.

Bei der markhaltigen Nervenfaser ist in diese Lymphschicht die Markscheide eingeschoben, so wird dieselbe gewissermaßen geteilt in zwei Schichten: in eine, welche zwischen dem Achsenzylinder und der Markscheide liegt, und in eine, welche zwischen der Markscheide und der Schwannschen Scheide liegt. Wir würden also eine „periaxiale" und eine „perimyeline" Schicht erhalten. Diese beiden Schichten stehen miteinander in Verbindung an den Stellen, an welchen die Markscheide unterbrochen ist, d. h. an den Ranvierschen Einschnürungen und den Lantermannschen Einkerbungen; aber auch hier ist die Verbindung keine direkte, sondern wird vermittelt durch jene Substanzen, welche die Zwischenscheiben und die Zwischentrichter bilden. Bei den marklosen Nervenfasern mit vollständiger Scheide wird man annehmen können, dass die Schwannsche Scheide eine gewisse Auswahl aus den von den Blutgefässen gelieferten Nahrungsstoffen trifft, und dass diese so ausgewählten Stoffe in dem periaxialen Lymphraume den Achsenzylinder umgeben und so ihn zu ernähren vermögen. Ebenso werden natürlich auch die Ausscheidungsstoffe des Achsenzylinders in diese periaxiale Schicht eintreten und durch die Schwannsche Scheide nach aussen gelangen müssen. Wir werden also in dem periaxialen Raume gleichzeitig beide Stoffe vorfinden. Diese periaxiale Lymphschicht wird jener Schicht von Körperflüssigkeit entsprechen, welche, wie man annehmen muss, eine jede Zelle des Körpers umgibt: aus ihr entnimmt die Zelle ihre Nahrungsstoffe, in sie hinein sondert sie die von ihr abgeschiedenen Stoffe ab, welche teils als noch verwendbar, als Stoffe der inneren Sekretion,

nachdem sie durch die Lymphbahnen ins Blut gelangt sind, auf andere Organe spezifisch einwirken, teils von den Ausscheidungsorganen aus dem Blute entfernt und aus dem Körper ausgeschieden werden. Bei der markhaltigen Faser liegen die Verhältnisse ganz ähnlich, nur dass hier eben die Nahrungs- und Ausscheidungsstoffe zwei Schichten und ausserdem noch die Substanzen der Zwischenscheiben und der Zwischentrichter passieren müssen. Es wird bei diesen Fasern also voraussichtlich die Ernährung eine noch spezifischere und daher günstigere sein können und vielleicht werden auch die Abscheidungsprodukte noch irgend wie besser differenziert werden können Ob die Markscheide noch selbst irgendwie aktiv bei der Ernährung beteiligt ist, darüber wissen wir vorläufig nichts, doch ist das nicht gerade wahrscheinlich, schon im Hinblick auf die Verhältnisse bei der Nervenregeneration. Wie Cajal (11) neuerdings aufs klarste nachgewiesen hat, wachsen die nackten Achsenzylinder aus dem zentralen Stumpfe in den degenerierten peripheren hinein zu einer Zeit, da die Markscheiden vollständig verschwunden sind, während die Schwannschen Zellen lebhaft tätig sind. Nun ist es nicht gerade wahrscheinlich, dass die Aufnahme der Nahrungsstoffe und die Abscheidung der Stoffwechselprodukte an derselben Stelle der Nervenfaser vor sich gehen wird. Wenn also manches dafür spricht, dass die Aufnahme der Nahrungsstoffe an den Stellen der Ranvierschen Einschnürungen vor sich geht, so würde es möglich sein, anzunehmen, dass die Lantermann'schen Einkerbungen für den Durchtritt der Abscheidungsprodukte dienen. Dafür würde nun auch einigermaßen das Verhalten der Fibrillen im Achsenzylinder sprechen; in dem Segmente ist der Stoffwechsel weit lebhafter, hier liegen die Lantermann'schen Einkerbungen, durch welche die Stoffwechselprodukte abgeleitet werden können; von beiden Seiten her, von den Ranvierschen Einschnürungen aus, dringt innerhalb des Achsenzylinders und wahrscheinlich auch in der periaxialen Lymphschicht der Ernährungstrom vor. Das, was ich hier ausgeführt habe, ist natürlich nur eine Möglichkeit, die erst noch bewiesen werden muss, aber, wenn man es versucht, sich die Vorgänge im Nerven zurechtzulegen, so ist es, wie mir scheint, zurzeit eine Möglichkeit, die eine gewisse Wahrscheinlichkeit besitzt.

Wir würden danach bei den morphologischen Einrichtungen für die Ernährung des Achsenzylinders der peripheren Nervenfasern der Wirbeltiere die folgenden Stufen zu unterscheiden haben:

1. Die nackten Achsenzylinder werden von einer unvollständigen Schwannschen Scheide umhüllt (z. B. Milznerven von Kalb).

2. Die Achsenzylinder werden von einer vollständigen Schwannschen Scheide umhüllt (z. B. Trigeminus von Neunauge).

3. Die Achsenzylinder werden von einer Markscheide und einer vollständigen Schwannschen Scheide umhüllt. Die Markscheide besitzt Unterbrechungen an den Ranvierschen Einschnürungen und den Lantermannschen Einkerbungen. (Die gewöhnliche Form der markhaltigen Nervenfaser.)

Jede dieser Stufen wird für die spezifische Ernährung des Achsenzylinders immer günstiger sein als die vorhergehenden.

In einer im Jahre 1904 erschienenen Arbeit, in welcher er seine Einwände gegen die Neurontheorie zusammenstellt, nimmt Bethe an (12, S. 1203),

„dass an den Schnürringen eine Platte eingeschaltet ist, welche das Achsenzylinderplasma (die Perifibrillärsubstanz) der aneinandergrenzenden Segmente von einander trennt (Mann (10), Mönckeberg und Bethe (8)). Diese Platte vermag einen erheblichen Druck auszuhalten, ohne dass Perifibrillärsubstanz von einem Segment ins andere übertritt. Eine unbefangene Kritik wird aus diesem Befund nur den Schluss ziehen können, dass wir in diesen Platten Zellgrenzen vor uns haben, dass also jede markhaltige Nervenfaser aus so vielen einzelnenZellen besteht, wie sie Segmente aufweist."

Mann (10) hat sich seiner Zeit nur kurz dahin ausgesprochen, dass die Fibrillen die einzigen Elemente sind, die die Ranvierschen Einschnürungen durchsetzen. Seine Beweise dafür hat er, wie auch Mönckeberg und Bethe das anführen (8, S. 148), noch nicht publiziert. Mönckeberg und Bethe (8) haben dann behauptet, dass bei ganz bestimmten Behandlungsarten der Nervenfasern (Fixierung in 0,25 prozentiger Osmiumsäurelösung drei bis sechs Tage; für Torpedo Mischung von Osmiumsäurelösung 1 prozentig ein Teil und Seewasser drei Teile, hierin dünner Nervenstamm 24 Stunden) man an den Fibrillen in den Ranvierschen Einschnürungen spindelförmige Anschwellungen erkennen kann, je einer an jeder Fibrille, welche in einer Reihe liegen und häufig untereinander durch eine mehr oder weniger scharfe Linie verbunden sind; ihren Ursprung soll diese Linie von dem Zwischenraume zwischen den aneinander

stossenden Schwannschen Scheiden nehmen (die Verfasser nehmen nämlich an, dass an den Einschnürungsstellen die Schwannsche Scheide, welche ein jedes Segment umkleidet, sich nach innen umschlage, sodass also auch sie an der Stelle der Einschnürung unterbrochen sein soll). Ferner soll nach den beiden Autoren auch bei Einwirkung von Flüssigkeiten, welche den Achsenzylinder zur Schrumpfung bringen, eine besondere Erscheinung auftreten: es soll der Abstand der Fibrillen an den Ranvierschen Einschnürungen gewahrt bleiben, während im übrigen Achsenzylinder sich die Fibrillen zu einem dichten Strange zusammenlegen. Auch an solchen Nervenfasern bilden die Verfasser spindelförmige Anschwellungen an den Fibrillen gerade in der Mitte der Einschnürungen ab (8, Taf. IX, Fig. 2; ein dünner Nervenstamm vom Frosch in einprozentige Lösung von Silbernitrat gelegt). Retzius (6, S. 17) sagt über diese Angaben von Mönckeberg und Bethe das folgende:

„Es ist aber nun das Eigentümliche mit Bethes Darstellung dieser Fibrillen, dass er in seinen Figuren offenbar eine Portion Peri- oder Interfibrillarsubstanz um die Fibrillen herum durch die Einschnürungen hindurchtreten lässt — die Fibrillen liegen keineswegs aneinander kompakt, ohne Zwischensubstanz — im Texte versichert er aber, dass „einzig und allein" die Fibrillen hindurchtreten. Eine solche totale Unterbrechung der Perifibrillarsubstanz haben Mönckeberg und Bethe auch als einen stringenten Beweis hervorgehoben", dass die Primitivfibrillen das leitende Element im Nervensystem sind." Dies wäre auch wahr, wenn die Tatsache richtig wäre. Ihre eigenen Abbildungen widerlegen aber sogleich ihre Beschreibung. Dies hat ja schon längst Verworn nachgewiesen, und Max Wolff hat an eigenen Präparaten gezeigt, dass in der Tat die Angaben von Bethe und Mönckeberg nicht zutreffen, und dass also das perifibrilläre Neuroplasma genau so kontinuierlich verläuft wie die Neurofibrillen."

In der Tat ist das völlig richtig, was Retzius hier sagt Einmal geben Mönckeberg und Bethe selbst Abbildungen, auf denen die Fibrillen und die Interfibrillarsubstanz glatt durch die Ranvier'sche Einschnürung hindurchlaufen (8, Taf. VIII, Fig. 2a: normaler Froschnerv und Fig. 5: normaler Kaninchennerv, beide nach Osmiumbehandlung) und zweitens zeigen auch diejenigen Abbildungen, auf welchen jene spindelförmigen Anschwellungen an den Fibrillen dargestellt sind, zum Teile wenigstens, ganz deutliche freie Räume zwischen den Fibrillen mit ihren Anschwellungen (8, Taf. IX, Fig. 2: Froschnerv mit Silberlösung, Fig. 4: Torpedonerv mit Ueberosmiumsäurelösung in Seewasser). Die hier von den Verfassern gezeichneten spindelförmigen Anschwellungen,



welche um die Fibrillen herumliegen, würden also zweifellos auch noch nicht immer zur Unterbrechung der Perifibrillarsubstanz genügen, sondern nur in besonderen Fällen, in denen sie „durch eine mehr oder weniger scharfe Linie miteinander verbunden sind.“

Diese spindelförmigen Anschwellungen an den Fibrillen sollen nun nach Mönckeberg und Bethe nicht den Fibrillen selbst angehören, sondern nur um sie herumliegen, ja sie sollen unter Umständen sogar bei bestimmter Behandlungsweise sich teilen und nach beiden Seiten hin an den Fibrillen auseinanderwandern können (8, Taf. IX, Fig. 8: Torpedonerv. Osmiumsäure). Es ist auch mir unbegreiflich, wie Bethe auf diese Beobachtungen hin die Behauptung aufstellen kann, dass sich an jeder Ranvierschen Einschnürung eine feste Platte befinde, welche die Interfibrillarsubstanz des einen Segmentes von der des anderen abtrenne, völlig abtrenne, sodass es einer gewissen Kraft bedürfe, um sie zu durchbrechen. Selbst wenn bei bestimmter Behandlungsweise diese spindelförmigen Anschwellungen wirklich auftreten sollten, würden sie, wie aus dem Gesagten hervorgeht, noch lange nicht eine feste abschliessende Platte bilden; und wie soll man bei einer solchen Auffassung dann jenes Bild deuten, bei dem diese spindelförmigen Anschwellungen sich teilen und dann auseinanderwandern? Man kann doch unmöglich annehmen, dass eine solche festeingeschobene Platte eine solche Teilung und Wanderung ausführt! Wenn eine solche feste Platte vorhanden sein sollte, so wäre es doch auch ganz undenkbar, dass sie bei gut mit Osmiumsäure fixierten Nervenfasern nicht stets mehr oder weniger deutlich hervorträte, aber, wie schon erwähnt, geben Mönckeberg und Bethe selbst Abbildungen von Frosch- und Kaninchenfasern, an denen keine Spur von jenen spindelförmigen Verdickungen oder von einer solchen Platte zu sehen ist. Endlich haben Retzius und ich mit der Kupfferschen Methode, wie eben beschrieben, ausgezeichnet klare Bilder von den Fibrillenverhältnissen und der zwischen den Fibrillen gelegenen Substanz erhalten, auf denen keine Spur von einer solchen Platte zu sehen war. Ich meine, man kann nach dem Gesagten ruhig behaupten, dass eine solche die Interfibrillarsubstanz an den Stellen der Ranvierschen Einschnürungen trennende Platte in der Tat nicht existiert. Was Mönckeberg und Bethe gesehen und abge-

bildet haben, ist natürlich schwer zu sagen, doch ist es jedenfalls nicht etwas gewesen, was sie zu ihren Schlüssen berechtigte.

Wenn Möncke berg und Bethe angeben, dass bei Flüssigkeiten, welche auf den Achsenzylinder schrumpfend wirken, gerade an der Stelle der Ranvierschen Einschnürung die Fibrillen in ihrer richtigen Lage und in ihren richtigen Abständen erhalten bleiben, (so bei der Einwirkung einer Silbernitratlösung (8, Taf. IX, Fig. 2), so erklärt sich dies, meiner Meinung nach, einfach dadurch, dass eben an der Ranvierschen Einschnürung die Flüssigkeit am leichtesten den Achsenzylinder zu erreichen und so am schnellsten ihn zu fixieren vermag. Es ist dies wieder ein Beweis dafür, wie leicht an dieser Stelle Stoffe von aussen her in die Nervenfaser ein- und bis zu dem Achsenzylinder hin hindurchzudringen vermögen. Solche Erscheinungen sind es nun aber, wie schon oben bemerkt, gewesen, welche die Annahme nahelegten, dass die Stellen der Ranvierschen Einschnürungen zur Ernährung des Achsenzylinders dienten.

Ich habe schon oben kurz angeführt, dass Möncke berg und Bethe annehmen, dass die Schwannsche Scheide eines jeden Segmentes sich an den Stellen der Ranvierschen Einschnürungen nach innen umschlage, so dass also auf diese Weise auch eine Unterbrechung dieser Scheide an diesen Stellen stattfinde. Ich habe früher (4) nachzuweisen vermocht, dass die Schwannsche Scheide in voller Kontinuität über die Ranvierschen Einschnürungen hinzieht, habe auch den leeren Schlauch der Schwannschen Scheide samt dem leeren Stücke desselben an der Ranvierschen Einschnürung (nach Zerstörung und Entfernung der Markscheide und des Achsenzylinders) aufs klarste gesehen und in meiner Arbeit (4, Taf. 26, Fig. 8) wiedergegeben. Wenn Bethe behauptet, dass man zu der Anschauung, die Schwannsche Scheide setze sich über die Ranvierschen Einschnürungen kontinuierlich hin fort, nur dann kommen könne, wenn man diese Scheide mit der aussen um sie herumliegenden Fibrillenscheide verwechsele, so schwebt diese Behauptung völlig in der Luft; ich habe auf der von mir seiner Zeit gegebenen, hier soeben zitierten Abbildung auch absichtlich deutlich beide Scheiden dargestellt. Ich bin auch jetzt noch durchaus der Ansicht dass meine in jener Arbeit mitgeteilte Ansicht von der Kontinuität der Schwannschen Scheide richtig ist.

Literatur.

1. Dogiel, A. S.: Über die Nervenendigungen in den Grandryschen und Herbstschen Körperchen im Zusammenhange mit der Frage der Neuronentheorie. (Anat. Anz., Bd. 25, No. 22, 1904, S. 558—574, m. 10 Fig. i. T.).
2. Bethe, A.: Der heutige Stand der Neuronentheorie. (Deutsche med. Wochenschr., Jahrg. 30, 1904, No. 33, S. 1201—1204, m. 3 Abb. i. T.).
3. Schiefferdecker, P. und Kossel. A.: Gewebelehre mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Körpers. Bd. II, Abt. 1, 1891, Braunschweig., H. Bruhn, 414 S., m. 214 Abb.).
4. Schiefferdecker, P.: Beiträge zur Kenntnis des Baues der Nervenfasern. (Arch. f. mikr. Anat, Bd. 30, 1887, S. 435—494, m. 1 T.).
5. Schiefferdecker, P.: Nerven- und Muskelfibrillen, das Neuron und der Zusammenhang der Neuronen. (Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. für Natur- und Heilk. z. Bonn, 1904, S. 85—93, B.).
6. Retzius, G.: Punktsubstanz, „Nervöses Grau“ und Neuronenlehre. (Biol. Unters. N. F., Bd. 12, No. 1, S. 1—19, m. 1 Taf.).
7. Key, A. und Retzius, G.: Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. 2. Hälfte, 1. Abt., 1876.
8. Mönckeberg, G. und Bethe, A.: Die Degeneration der markhaltigen Nervenfasern der Wirbeltiere unter hauptsächlicher Berücksichtigung des Verhaltens der Primitivfibrillen. (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54, 1899, H. 2, S. 135—183, m. 2 Taf.).
9. Kaplan, L.: Nervenfärbungen. (Neurokeratin, Markscheide, Achsenzylinder). Ein Beitrag zur Kenntnis des Nervensystems. (Arch. für Psychiatrie, Bd. 35, 1902, H. 3, S. 1—45, m. 1 Taf.).
10. Mann, G.: Die fibrilläre Struktur der Nervenzellen. (Verh. d. Anat. Ges., XII. Vers. Kiel 17.—20. April 1898. Anat. Anz., Bd. 15, 1898, Ergänzungsh. S. 39—42).
11. Ramón y Cajal: Mecanismo de la regeneración de los nervios, (Trab. Labor. Investig. Biol. Univ. Madrid, T. 4, F. 3, 1905, p. 119—210, c. 29 Fig.).

Figurenerklärung auf Tafel XXXIX.

Fig. A und B zeigen den Fibrillenverlauf an der Stelle einer Ranvierschen Einschnürung. Ischiadicus von Frosch, Osmiumsäure-Fuchsin-Methode von Kupffer; Paraffineinbettung, Längsschnitt; Nervenfasern etwa in der Mitte getroffen. Die tiefer liegenden Fibrillen sind an den Einschnürungen schwächer eingezeichnet, ihre Fortsetzungen nach beiden Seiten hin sind zunächst auch noch schwach angedeutet, später nicht mehr eingezeichnet, um das Bild möglichst klar zu halten. Die Zahl der Fibrillen in den Segmenten ist also auf den Zeichnungen nicht unwesentlich geringer als sie auf den Präparaten war. Gez. m. Homog. Immers. 1,4 von Winkel. Vergr. 850.

Aug. Weisbrod, Frankfurt a. M.

